Capitolul 1
INTRODUCERE ÎN FIZIOLOGIA PLANTELOR

1.1. Definiţie şi obiective

Fiziologia plantelor este o ramură a ştiinţelor biologice care se ocupă cu studiul vieţii plantelor.

Noţiunea de fiziologie îşi are originea în limba greacă şi vine de la cuvintele *physis* – natură şi *logos* - ştiinţă. Termenul de fiziologie s-ar traduce deci cu ,,ştiinţă despre natură".

Ca ramură a ştiinţelor biologice, fiziologia plantelor urmăreşte desfăşurarea succesivă a proceselor vitale care se petrec în organismul vegetal, respectiv dinamica activităţii fiziologice a plantei. Pentru a înţelege mai bine complexitatea fenomenelor, unele momente din viaţa plantei se desfac în elemente componente şi sunt studiate ca fenomene independente. Ulterior prin raţionamente de sinteză, se face legătura între aceste fenomene în ideea de a înţelege procesul vital caracteristic întregului organism.

Fiziologia plantelor studiază relaţiile plantei cu mediul înconjurător. Cunoscând influenţa factorilor de mediu asupra plantei, omul de ştiinţă, ca şi practicianul agricol, au posibilitatea să modifice intensitatea acestor factori, pentru a obţine rezultate mai bune în cultura plantelor.

Fiziologul rus K. A. Timireazev spunea: ,,omul de ştiinţă studiază viaţa plantelor cu scopul de a acţiona pentru transformarea ei, în conformitate cu cerinţele şi nevoile practicii agricole".

Prin întregul său conţinut, fiziologia plantelor dă orizont ştiinţific activităţii practice din agricultură. Ea este baza teoretică a altor discipline agronomice sau cum i se mai spune ,,mecanica fină a agriculturii raţionale".

Fiziologia plantelor învaţă pe specialist să considere viaţa plantei în mod funcţional, ca un organism viu cu o activitate dinamică, care realizează permanente schimbări materiale şi de energie cu mediul înconjurător şi în acelaşi timp sintetizează fără întrerupere substanţă organică vegetală, respectiv hrană pentru om şi animale.

În interpretarea fenomenelor fiziologice caracteristice diferitelor genuri, specii şi soiuri de plante, fiziologia se bazează pe teoria evoluţionistă, elaborată în modul magistral de Ch. Darwin în capodopera sa ,,Originea speciilor" 1859; procesele vitale sunt studiate în strânsă legătură cu variaţia factorilor biotici şi abiotici din mediul ambiant în care trăiesc plantele în cursul dezvoltării lor ontologice.

1.2. Sarcinile fiziologiei plantelor

Sarcina fundamentală a fiziologiei plantelor este aceea de a participa la procesul de sporire a producţiei vegetale pe calea valorificării întregului potenţial biologic de producţie al plantelor.

Este cunoscut faptul că într-un spiculeţ de grâu există 3-5 flori şi că dintre acestea fructifică numai 2-3. Fiziologiei plantelor îi revine sarcina de a găsi căile care să ducă la fructificarea tuturor florilor din spiculeţ. Pentru a realiza acest lucru trebuie să cunoaştem cauzele care împiedică formarea asimilatelor şi umplerea boabelor în spiculeţ.

La baza acestor fenomene ar sta slaba activitate a aparatului fotosintetic, determinată de epuizarea enzimelor din cloroplaste şi a energiei celulare de tip adenozinfosforic (ATP).

O importantă sarcină a fiziologiei vegetale este aceea de a cunoaşte cerinţele plantelor faţă de apă şi hrană în diferite faze de vegetaţie. Refacerea aparatului foliar la cereale de toamnă, trifoi, lucernă distruse în timpul iernii în urma îngheţului, presupune consumul unei importante cantităţi de azot, cât mai devreme primăvara. Pentru ca plantele să beneficieze de azot din primele zile de primăvară este indicată administrarea îngrăşămintelor cu azot cât se poate de timpuriu.

O problemă importantă a producţiei legumicole este obţinerea de răsaduri viguroase în sere iarna, când intensitatea luminii este slabă, din cauza nebulozităţii prea mari. Fenomenul de etiolare a răsadurilor se poate combate prin iluminarea plantelor cu lumină artificială sau stropind plantele cu soluţii diluate de substanţe retardante, care frânează alungirea răsadurilor.

În fiziologia plantelor se cunosc şi substanţe care stimulează creşterea în lungime a celulelor. O foarte bună substanţă de acest gen este giberelina, care poate fi folosită la stropirea cânepei şi la stropirea puieţilor de pomi în pepenieră pentru a forţa creşterea acestora în primul an şi deci a reduce timpul de şedere a puieţilor în pepenieră.

O importantă descoperire în domeniul fiziologiei vegetale este efectul stimulator al înrădăcinării butaşilor cu ajutorul auxinelor. Sarcina fiziologiei este aceea de a stabili experimental, pentru diferite specii, timpul de expunere în soluţie a butaşului, gradul de maturitate a lăstarului, precum şi concentraţia soluţiei cu care se obţin cele mai bune rezultate.

O problemă de fiziologie a nutriţiei minerale, cu mari perspective de aplicare în ameliorarea plantelor, este studiul funcţiei de absorbţie a elementelor nutritive de către sistemul radicular al plantelor. Cunoscând ritmul de absorbţie al elementelor nutritive de către liniile create în procesul de ameliorare putem alege materialul biologic cu mare capacitate de valorificare a îngrăşămintelor, însuşire care constituie premiza recoltelor mari. Legat de acest lucru este asimilarea îngrăşămintelor şi translocaţia asimilatelor spre organele de fructificare.

Căutând mereu noi procedee tehnologice de sporire a producţiei şi productivităţii plantelor, fiziologia vegetală îşi dezvoltă calitatea de bază ,,bază teoretică a agriculturii raţionale", răspunzând astfel în măsură tot mai mare cerinţelor agriculturii moderne, intensive.

În contextul dezvoltării agriculturii ecologice fiziologia plantelor, va contribui foarte mult la dezvoltarea tehnologiilor ecologice specifice şi eliminarea produselor chimice.

1.3. Metode de cercetare folosite în fiziologia plantelor

Fiziologia plantelor este o disciplină cu un pronunţat caracter experimental, experienţa fiind principală metodă de cercetare. *Experienţa* trebuie completată cu *observaţia* atentă şi cu interpretarea observaţiilor şi a rezultatelor obţinute. De obicei, experienţa este precedată de o ipoteză care ia naştere în activitatea practică. Observaţia diferitelor fenomene se face cu ochiul liber (macroscopică) sau la microscop ori cu ajutorul lupei (microscopică).

Cercetările de fiziologie vegetală se efectuează în casa de vegetație, sere, solare şi câmpuri experimentale, iar diferitele investigații biochimice sau biofizice se fac în laboratoare. Cele mai moderne cercetări de fiziologie vegetală se execută astăzi în fitotroane (denumirea de fitotron a fost dată de către A. Millikan, 1949).

Fitotroanele sunt construcții cu diferite încăperi, laminate natural sau artificial, încălzite sau răcite în mod artificial, cu temperature şi umiditatea aerului reglabile. Cu ajutorul unor instalații electrice automate, factorii de vegetație se pot menține la valori dinainte stabilite.

Printre mijloacele de investigație care au adus mari servicii în procesul de cunoaştere a plantelor, la loc de seamă se situează microscopul, cu ajutorul căruia s-au făcut primele observații în intimitatea celulelor, a țesuturilor şi a organelor plantei. Pe măsura perfecționării microscopului s-au acumulat tot mai multe cunoştințe despre modul de organizare al plantei.

Descoperirea şi funcționarea microscopului electronic au deschis o nouă etapă pentru fiziologia plantelor - epoca fiziologiei subcelulare sau a organitelor celulare. Împreună cu metoda centrifugării omogenatelor celulare, microscopul electronic a permis cunoaşterea structurii submicroscopice a organitelor celulare, iar microanaliza chimică a permis cunoaşterea compoziției chimice a acestora. Pe baza cunoaşterii ultrastructurii şi a compoziției chimice-enzimatice a fost posibilă descifrarea funcției fiziologice a diferitelor organite celulare.

Analiza chimică a cenuşii plantelor, cu toate deficiențele sale ca metodă, a permis cunoaşterea necesarului plantelor față de unele elemente nutritive.

Metoda creşterii plantelor în soluții nutritive cu compoziție chimică cunoscută (hidroponică) a dus la o mai bună cunoaştere a cerințelor plantelor față de hrană, îndreptarea greşelilor săvârşite prin analiza chimică a cenuşii plantelor şi cunoaşterea modului cum se răsfrânge insuficiența unor elemente nutritive asupra creşterii şi dezvoltării plantelor.

De mare folos pentru determinarea conținutului de asimilate din plante este metoda cromatografică (pe hârtie, pe coloană, în gaz sau în strat subțire), variantă modernă, de mare sensibilitate, a analizei chimice.

Unele aspecte ale metabolizării îngrăşămintelor minerale au fost clarificate cu ajutorul izotopilor radioactivi. Tot cu ajutorul izotopilor s-au stabilit că oxigenul eliberat de plante în procesul de fotosinteză provine din apă şi nu din CO_2, aşa cum s-a crezut înainte.

Metoda autoradiografiei, care se bazează pe folosirea izotopilor, a permis studiul răspândirii şi localizării diferitelor elemente nutritive în organele plantei.

1.4. Legăturile fiziologiei vegetale cu alte discipline

Pentru cunoaşterea fenomenelor fiziologice care se petrec în organismul vegetal, fiziologia plantelor primeşte o serie de cunoştințe de la unele discipline fundamentale. În acelaşi timp, disciplinele tehnologice beneficiază de cunoştințe fiziologice în activitatea lor.

Fiziologia analizează procesele vitale complexe, prin descompunerea lor în procese mai simple, fizice şi chimice. În final printr-un proces de sinteză se reconstituie

tabloul vital complex al plantei. În această activitate, fiziologia plantelor apelează la cunoştinţe de fizică şi chimie, folosind metode fizice şi chimice de investigaţie.

Procesele fizico-chimice care se petrec în materia vie diferă însă de acelea ce au loc în materia fără viaţă. Ele sunt intensificate de un complex enzimatic prezent în toate celulele plantei. Fiziologia vegetală nu se poate reduce deci la fizica şi chimia plantei; o asemenea concepţie este profund greşită. Cunoaşterea mecanismului diferitelor procese fiziologice presupune investigaţii de biochimie şi biofizică.

Pentru o mai bună explicare a unor fenomene fiziologice care se petrec în plante, unele cunoştinţe de anatomie şi morfologie sunt de mare folos.

Fiziologia plantelor este strâns legată cu disciplinele tehnologice, cum sunt fitotehnia şi agrotehnica, cărora le transmite unele cunoştinţe.

Fitotehnia este cel mai important beneficiar a cunoştinţelor de fiziologie vegetală despre nutriţia plantelor, creşterea şi dezvoltarea, sinteza substanţelor organice în plante etc. Nutriţia plantelor şi aplicarea îngrăşămintelor sunt probleme de importanţă practică deosebită.

Agrotehnica beneficiază de alte cunoştinţe de fiziologie vegetală, cum ar fi cerinţele plantelor faţă de oxigen, atât de necesară respiraţiei aerobe, sau faţă de apa necesară creşterii plantelor.

Cunoştinţele de fiziologie vegetală referitoare la cerinţele plantelor faţă de lumină şi temperatură stau la baza culturii legumelor în sere şi solare. Deosebită importanţă practică în această problemă prezintă corelaţia dintre temperatură şi intensitatea luminii în fotosinteză.

Importante cunoştinţe de fiziologie vegetală îşi găsesc aplicabilitatea şi în pomicultură. Astfel, tăierile pentru formarea coroanei, cât şi tăierile anuale de întreţinere la pomi şi viţă de vie, se bazează pe cunoştinţe de fiziologie vegetală referitoare la rolul auxinelor în viaţa plantelor.

Fiziologia plantelor este strâns legată şi de microbiologia solului, care oferă cunoştinţe despre fenomenul de nitrificare ce stă la baza îmbogăţirii solului pe cale naturală cu azot atmosferic. Cunoştinţele de microbiologie ajută fiziologia plantelor la explicarea procesului de nutriţie cu azot a leguminoaselor, prin simbioză cu anumite bacterii.

Cunoştinţele de fiziologie referitoare la reacţia fotoperiodică a plantelor servesc intereselor agriculturii, deoarece oferă criterii ştiinţifice de alegere a zonelor geografice pe globul terestru din care se poate face import de seminţe.

Fiziologia plantelor aduce importante servicii lucrărilor de ameliorare a plantelor, care recomandă noi soiuri de plante după ce se cunosc bine însuşirile fiziologice ale acestora (rezistenţa la ger, rezistenţa la secetă, boli, precocitatea, însuşiri de calitate etc.). Un deosebit interes prezintă studiul fiziologic prealabil asupra genitorilor.

Capitolul 2

FIZIOLOGIA CELULEI VEGETALE

Fiziologia vegetală sau citofiziologia se ocupă cu studiul fenomenelor vieții care se petrec în interiorul celulei. Ea constituie capitolul fundamental al fiziologiei, deoarece toate manifestările vitale au loc în materia vie celulară.

Importanța fiziologiei celulare reiese şi din descoperirile savantului de origine română George Emil Palade, care au stabilit unele particularități structurale şi funcționale ale organitelor citoplasmatice şi a descoperit o serie de boli provocate de anumite dereglări celulare, punând bazele fiziologice ale patologiei celulare.

Celula posedă toate însuşirile unui organism viu, capabil să ducă o viață independentă. Acest lucru este dovedit nu numai prin existența organismelor monocelulare, ci şi prin posibilitatea de a recolta celule din organismele pluricelulare care cultivate pe medii artificiale cresc, se înmulțesc şi dau naştere la plante întregi.

Celula este un sistem termodinamic deschis; ea face schimb permanent de substanțe cu mediul în care trăieşte, transformă substanțele asimilate şi energia în procesul de metabolism.

Forma şi mărimea celulelor vegetale este foarte diferită:

- forma sferică se întâlneşte la bacterii (coci);
- forma poliedrică-izodiametrică, apropiată de cea sferică, este caracteristică parenchimului meristematic din vârfurile de creştere ale rădăcinilor şi tulpinilor;
- celulele din țesuturile liberiene sunt fusiforme;
- cele din vasele conducătoare (traheie, traheide) ale plantelor sunt tubulare.

Dimensiunea minimă a celulelor vegetale este de aproximativ 10 microni, iar dimensiunea medie 100 microni. Se cunosc însă şi celule de 50 cm lungime (fibre liberiene), iar vasele secretoare de latex, la unele Euforbiacee ating lungimi de mai mulți metri.

Morfologia externă a diferitelor tipuri de celule este rezultatul influenței condițiilor de viață de care beneficiază celulele respective în cadrul țesutului în care se găsesc. În acelaşi timp, forma şi mărimea celulelor corespund funcției fiziologice pe care acestea trebuie să o îndeplinească în țesutul respectiv.

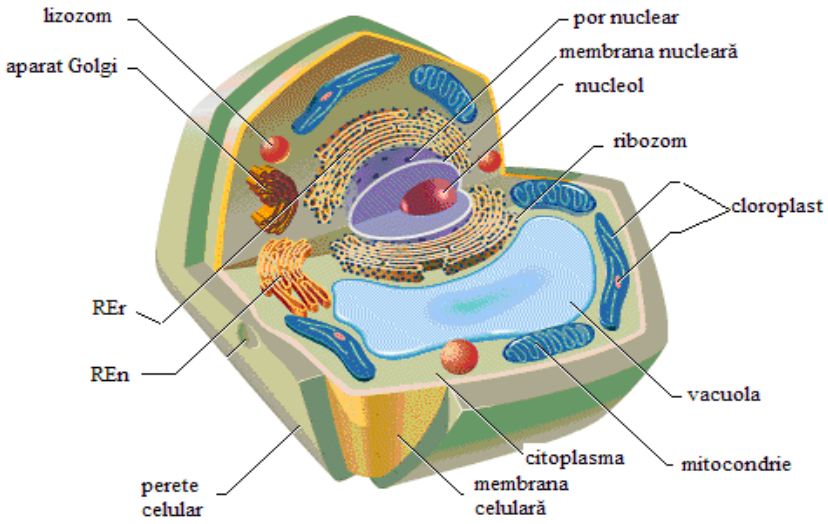


Figura nr. 1 - Reprezentarea schematică a celulei vegetale

2.1. Funcţiile fiziologice ale subunităţilor structurale din celulă

Cunoaşterea amănunţită a detaliilor de structură şi funcţionalitate în celula vie a devenit posibilă în urma introducerii în cercetare a unor tehnici moderne de laborator: microscopia fluorescentă, microscopia cu contrast de fază, microscopia polarizantă şi electronică, ultrasecţionarea, spectroscopia, autoradiografia etc.

O nouă cale de cercetare în citofiziologie este metoda ultracentrifugării omogenatelor celulare.

2.1.1. Citoplasma şi funcţiile ei

Observată la microscopul optic, citoplasma apare ca o masă transparentă, în care se disting unele componente celulare.

Citoplasma este masa fundamentală a protoplasmei vii, în care sunt incluse organitele celulare. Ea este componentă esenţială a celulelor vii, atunci când se află în stare fluidă şi neîntreruptă mişcare; coagularea citoplasmei determină încetarea manifestărilor vitale şi implicit moartea celulei.

Elementele de constituţie ale citoplasmei sunt: proteinele hidrofile, fosfolipide, acizi nucleici etc.

Citoplasma reprezintă un sistem coloidal polifazic complex, în care proteinele hidrofile, tipic coloidale, realizează un mediu heterogen şi labil, care îşi schimbă cu uşurinţă reacţia şi sarcina electrică şi îşi modifică starea fizică.

Marea varietate de proteine existente în citoplasmă determină funcţii metabolice şi enzimatice caracteristice, ce imprimă specificitate şi diversitate organismelor vii. Atât proteinele de constituţie, cât şi cele enzimatice diferă de la specie la specie, de la individ la individ, de la un organ la altul.

Citoplasma este alcătuită din hialoplasmă, organite citoplasmatice şi membrane plasmatice.

2.1.1.1. Hialoplasma

Hialoplasma este o masă transparentă, omogenă şi aparent lipsită de structură, numită şi matrice citoplasmatică.

Hialoplasma se prezintă ca un sistem coloidal vâscos, rigid sau elastic, nemiscibil cu apa. Ultrastructura hialoplasmei se compune din filamente fine care alcătuiesc o rețea macromoleculară filamentoasă, ce constituie scheletul sau stroma. Filamentele respective sunt formate din lanțuri polipeptidice de proteine, respective proteine fibrilare, care se pot lega între ele în diferite moduri (punți de hidrogen, forțe Van der Waals).

Hialoplasma este alcătuită din apă, substanțe organice, săruri minerale şi ioni liberi de K^+ ; Ca^{++} ; Mg^{++} ; Fe^{++} ; Mn^{++} ; Cu^{++} ; Zn^{++} ; NH_4^+ ; Cl^- ; PO_4^{---} ; SO_4^{--} etc.

Raportul dintre aceste substanțe electrolitice şi neelectrolitice imprimă hialoplasmei o anumită stare fizică şi prezintă un rol destul de important în desfăşurarea proceselor fiziologice din celulă. Atunci când predomină proteinele globulare, hialoplasma este fluidă, iar când predomină cele filamentoase este vâscoasă.

Dintre compuşii organici mai importanți în hialoplasmă se găsesc: nucleoproteide, lipide complexe, glucide solubile, aminoacizi, ARN_m ; ARN_t , ARN_r , enzime, substanțe bioactive (biocatalizatori, hormoni, vitamine) şi o serie de compuşi metabolici primari şi secundari.

Datorită multiplelor componente organo-minerale, hialoplasma este sediul celor mai numeroase şi mai rapide modificări structurale şi funcționale de natură fizio-chimică şi metabolică şi spațiul în care se desfăşoară transformarea energiei chimice potențiale în energie liberă, mecanică şi calorică, care asigură mişcarea intracelulară şi reacțiile de sinteză ce au loc în celulă.

2.1.1.2. Organitele citoplasmatice

Organitele citoplasmatice sunt componente de forme şi mărimi variate, cu funcții diferite în ansamblul activității fiziologice a celulei.

Reticulul endoplasmatic (R.E.). Privită la microscopul electronic masa de citoplasmă a celulelor mature apare străbătută în toate sensurile de o rețea densă de canalicule tubulare, simple sau ramificate, care leagă între ele vezicule pline cu lichid (vacuole) şi diferite cisterne (dictiozomi), precum şi alte formațiuni intracelulare. Această rețea de canalicule face legătura între membrane nucleilor a două celule vecine şi a tuturor celulelor din țesuturi, organe şi chiar din organismul întreg.

În celulele meristematice R.E. este slab dezvoltat . În celulele secretoare R.E. ocupă o mare parte din citoplasmă, prezentând şi o importantă funcție fiziologică în activitatea celulelor respective.

Rețeaua de canalicule, care străbate citoplasma celulei, favorizează schimbul metabolic de substanțe între celule pe de o parte şi între componentele celulare pe de altă parte. Prin rețeaua de canalicule a R.E. circulă, în toată masa de citoplasmă, apă, electroliți, compuşi organici etc., ceea ce dă R.E. caracter de aparat circulator intracelular.

R.E. se formează din membranele nucleului şi se găseşte în strânsă legătură topografică şi funcțională cu toate organitele celulare.

Membranele R.E. sunt de tip plasmatic, cu structură moleculară globulară şi cu rol deosebit de important în metabolismul celulei. Acestea permit pătrunderea moleculelor, a ionilor, a ATP, în interiorul canaliculelor şi ieşirea produşilor metabolici afară din citoplasmă. Membranele R.E. sunt suportul unui mare număr de enzime celulare.

Reticulul endoplasmatic neted (agranular) este format din tubuli ramificaţi, cu diametrul de 500-1000 Å şi este bine dezvoltat în celulele cu funcţie de sinteză. Faptul că celulele cu funcţie principală în sinteza lipidelor şi a sterolilor prezintă un reticul endoplasmatic neted bine dezvoltat a sugerat idea că la nivelul acestuia sunt localizate enzime implicate în sinteza acestor substanţe. Există şi dovezi despre localizarea pe R.E. neted a enzimelor care participă la sinteza glicogenului.

Funcţia fiziologică a reticulului endoplasmatic neted este deci aceea de sinteză a sterolilor, lipidelor şi a glicogenului.

Reticulul endoplasmatic rugos (granular) este format tot din tubuli ramificaţi, ca şi cel neted, dar se deosebeşte de acesta prin prezenţa ribozomilor ataşaţi pe faţa externă a tubulilor, din care cauză prezintă un aspect rugos caracteristic.

Prezenţa ribozomilor conferă R.E. rugos nu numai particularităţi morfologice, ci şi anumite funcţii fiziologice în viaţa celulei. Unele componente ale R.E. rugos au fost observate mai înainte de către histologi şi au fost numite ergatoplasmă (plasmă lucrativă), ceea ce sugerează participarea acestora la activitatea de sinteză a celulei.

Faptul că R.E. rugos este mai dezvoltat în citoplasma celulelor care sintetizează proteine sugerează idea participării sale la sinteza acestor substanţe. Folosirea unor aminoacizi marcaţi cu izotopi radioactivi în studiul sintezei proteinelor şi urmărirea metabolizării lor în organitele celulare, a demonstrat încorporarea aminoacizilor în lanţuri polipetidice la nivelul ribozomilor. Cercetând mai profound modul cum participă R.E. rugos la sinteza proteinelor intracelulare, G. E. Palade arată că la nivelul ribozomilor de pe R.E. rugos se sintetizează „proteine de export”.

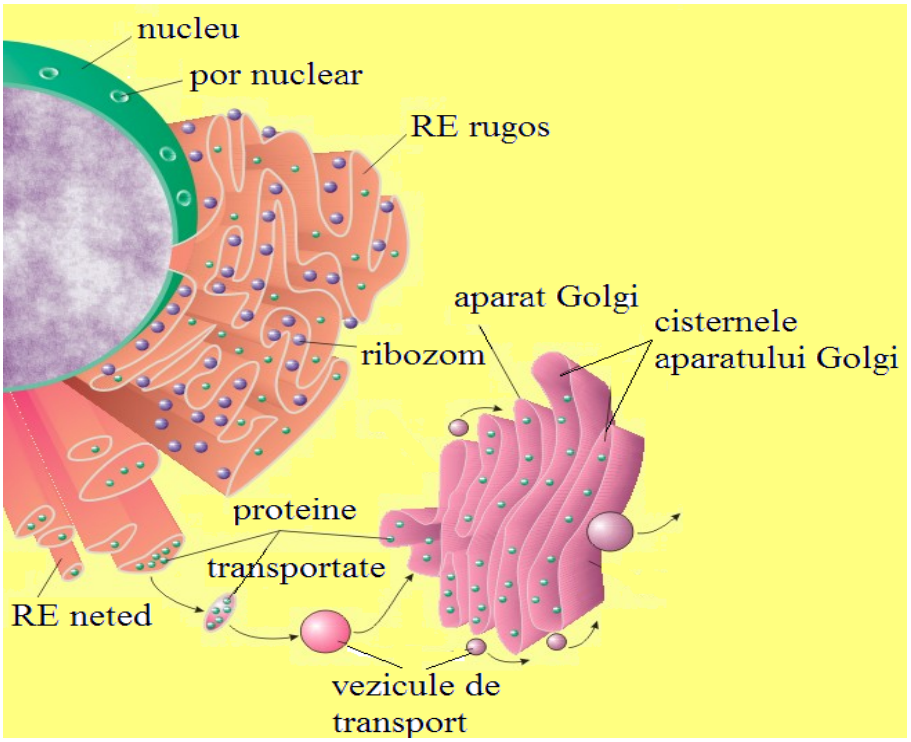


Figura nr. 2 - Reticulul endoplasmatic

Mitocondrii şi plastide. Sunt organite citoplasmatice care prezintă multe asemănări morfologice, funcționale şi poate chiar filogenetice. Ambele organite prezintă structură internă membranoasă, mult dezvoltată, care derivă din pătura internă a membranei înconjurătoare. Ambele participă la transformări energetice intense în celulă. Mitocondriile sunt prezente în celulele tuturor eucariotelor. Plastidele sunt prezente numai în celulele plantelor. În celulele procariote nu se găsesc niciodată nici mitocondri nici plastide.

Mitocondriile (condriozomi), gr. *mitos*-fir, *chondros*-grăunte sunt organite citoplasmatice aglomerate, de obicei în jurul nucleului sau în acele zone ale citoplasmei unde se desfăşoară o activitate metabolică intensă, cu consum mare de energie.

Au fost descoperite în celula animală de Fleming în anul 1882, iar în celula vegetală au fost evidențiate de Meves în 1904. Totalitatea condriozomilor dintr-o celulă alcătuieşte condriomul celular.

Mitocondriile au forma unor grăuncioare sferice sau uşor alungite, cu diametrul de 0,5-1 micron şi lungimea de 1-5 microni.

Mitocondriile prezintă o organizare internă specifică şi o membrană externă dublă, cu grosimea de 220-240 Å (fig. 3).

Foița externă a membranei este netedă, iar cea internă prezintă pliuri ce se prelungesc spre interior şi formează nişte pereți despărțitori care compartimentează conținutul mitocondriei, în sens perpendicular pe axa mare a acesteia. Pereții despărțitori, numiți *criste mitocondriale*, măresc suprafața internă a mitocondriei, fenomen ce înlesneşte absorbția unui mare număr de molecule enzimatice.

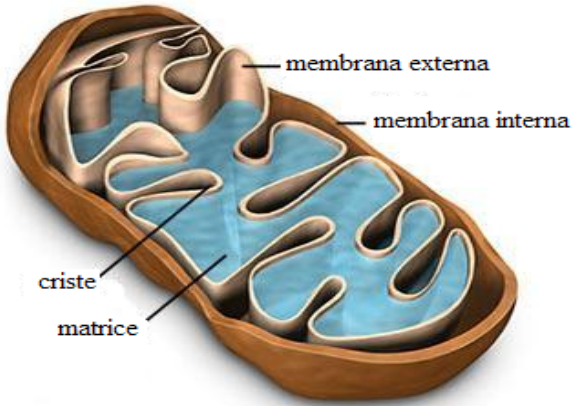
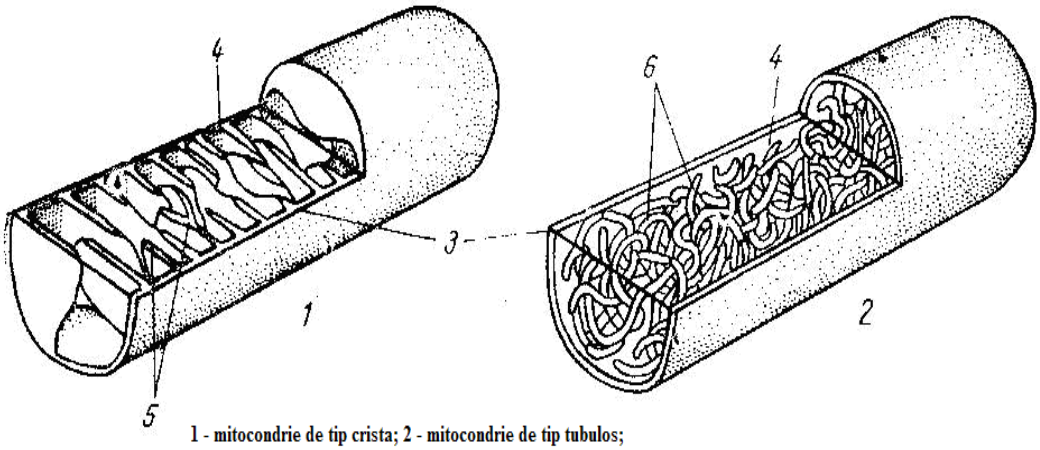


Figura nr. 3 - Structura membranei mitocondriale cu două foițe fosfolipoproteice

La protozoare, mitocondriile prezintă o serie de tuburi în locul cristelor mitocondriale. Mai recent s-a constatat transformarea unor criste mitocondriale în saculi. În celulele vegetale predomină saculii (fig. 4).



1 - mitocondrie de tip crista; 2 - mitocondrie de tip tubulos;
3 - membrană trilaminală; 4 - substanță fundamentală;
5 - criste mitocondriale; 6 - tubuli mitocondriali

Figura nr. 4 - Tipuri de condriozomi în funcție de structura cristelor interioare
(d. Kaussmann, 1963)

Pe suprafața cristelor mitocondriale sau pe tubuli, la microscopul electronic se observă numeroase formațiuni granulare numite oxizomi, în care se găsesc citocromii.

Numărul cristelor, al saculilor sau al tubulilor în mitocondrii, la diferite tipuri de celule, dau indicații asupra activității respiratorii a mitocondriei, iar aceasta, la rândul său, asupra activității fiziologice a celulei în care se găseşte.

Numărul mitocondriilor şi numărul cristelor sau al tubulilor din mitocondrii poate să fie mai mare în celulele cu activitate fiziologică intensă.

O mitocondrie trăieşte cel mult 8 zile.

În interiorul mitocondriei se găseşte plasma mitocondrială sau condrioplasma, alcătuită dintr-o masă de substanță omogenă, numită matrice sau matrix, în care se desfăşoară procese fiziologice de importanță majoră pentru viața celulei.

Principalii componenți ai mitocondriilor sunt proteinele (35-40%), lipoizii (25-38%), şi acizi nucleici (1,6% ARN şi urme de ADN).

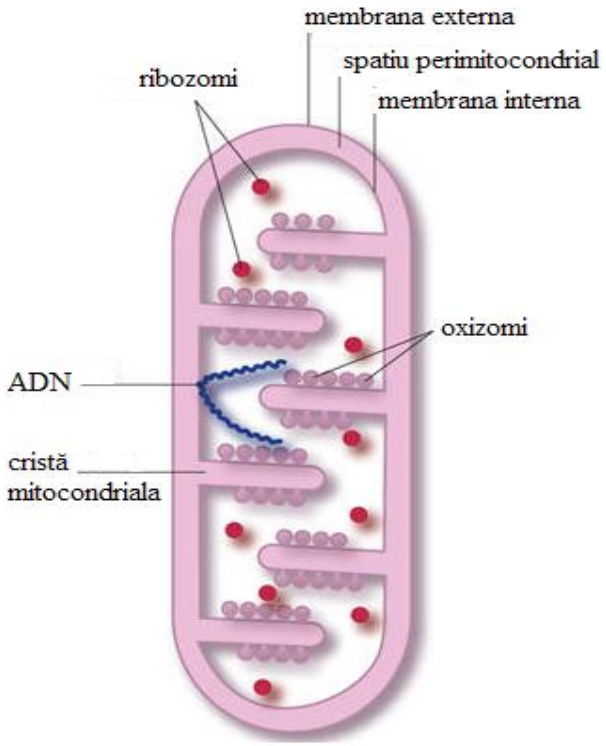


Figura nr. 5 - Secțiune longitudinală prin mitocondrie şi aşezarea oxizomilor pe criste

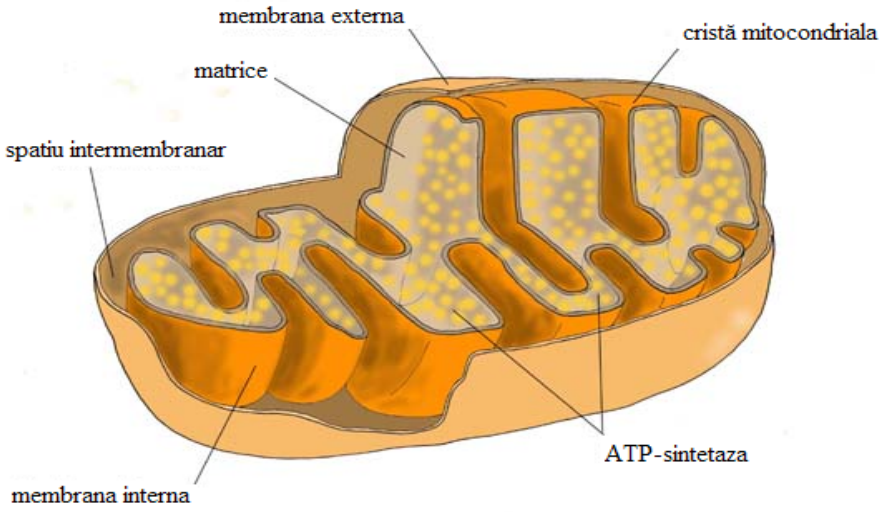
Atât în interior cât şi pe suprafața exterioară a mitocondriilor se găsesc diferite enzime, care au rol deosebit de important în ciclul lui Krebs sau în reacțiile de fosforilare. Se apreciază că 50% din enzimele unei celule sunt localizate în mitocondrii. Dintre acestea mai importante sunt citocromoxidaza, succindehidraza, ATP-aza, fosfataza acidă şi fosfataza alcalină, catalaza, ribonucleaza etc. În mitocondrii se găsesc şi o serie de factori de oxido-reducere (glutation, vitamina C, flavoproteine, citocromii b şi c, precum şi acizii graşi, ATP, aminoacizi etc.).

Rolul fiziologic al mitocondriilor este de importanță fundamentală pentru viața celulei; anumite substanțe organice complexe trec din citoplasmă în interiorul mitocondriilor, unde se degradează sub influența enzimelor respiratorii. Un lanț de reacții oxido-reducătoare transformă glucidele, acidul piruvic, acizii graşi, aminoacizii, în combinații chimice mai simple.

În hialoplasmă are loc prima fază a procesului de respirație, respectiv glicoliza, care se încheie cu formarea acidului piruvic, în ciclul Krebs, şi cu formarea unor metaboliți secundari, degajarea de CO_2, eliminare de apă, precum şi cu eliminarea unei importante cantități de energie, folosită ulterior în diferite reacții de sinteză consumatoare de energie.

Energia care se eliberează în respirație se acumulează în grupări macroergice fosfatice (ATP) cu ajutorul enzimelor de fosforilare (fig. 6).

Prin intermediul reacțiilor de fosforilare oxidativă care se petrec în mitocondrii se asigură regenerarea necontenită a stocului de ATP ca urmare a fosforilării ADP-ului. ATP-ul devine astfel acumulatorul energetic al celulei. La eliberarea energiei în procesul de hidroliză, ATP-ul trece în ADP + H_3PO_4 , eliberând simultan 7600 calorii pentru fiecare molecula de ATP.



ATP = Adenozintrifosfat (Forma de energie utilizata de celula)

- Adenina + Riboza = Adenozina
- 3 grupe de fosfat

ATP = ADP + P + Energie

Adenozintrifosfat = Adenozindifosfat + Fosfor anorganic + Energie

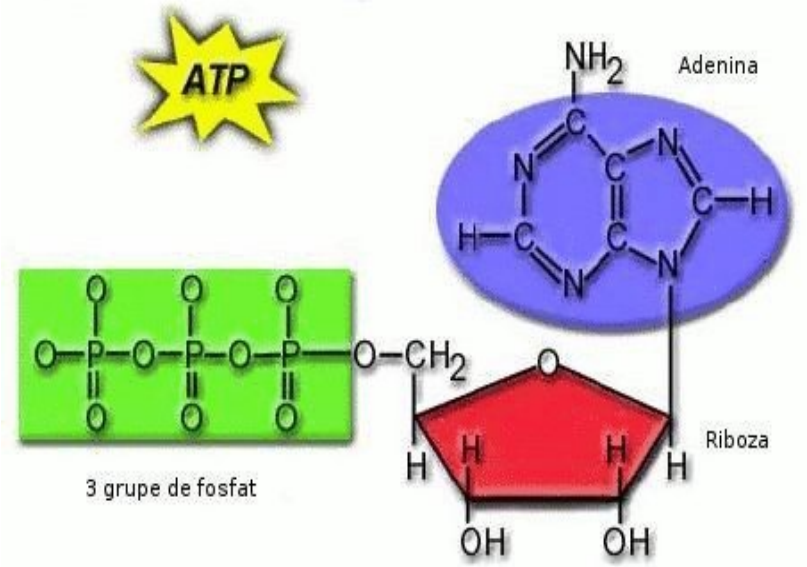


Figura nr. 6 - Adenozinfosfaţi ca forme de înmagazinare a energiei la nivelul condriozomilor

Mitocondriile sunt considerate ,,centrii respiratori ai celulei", ,,rezervoarele energetice ale celulei vii", ,,uzine energetice" etc., care realizează producerea, transformarea şi stocarea energiei necesare tuturor fenomenelor vitale.

Pe suprafața exterioară a mitocondriilor se găsesc o serie de alte enzime, care descompun substanțele din jur, asigurând astfel legătura între procesele biochimice care au loc în interiorul mitocondriilor şi cele din exterior, din hialoplasmă.

În mitocondrii se petrec şi procese de sinteză a substanțelor proteice necesare construcției cristelor mitocondriale. La acest proces un rol important îl au ribozomii liberi din interiorul mitocondriilor.

Plastidele (gr. *plastos* - format) sunt organite celulare prezente numai în celulele vegetale. Ele iau naştere la lumină, prin transformarea proplastidelor. La plantele superioare, proplastidele se găsesc atât în celula - mamă, cât şi în celulele meristematice, ceea ce atestă modul lor de formare.

Plastidele se formează într-o anumită succesiune, şi anume:

proplastide → leucoplaste → cloroplaste → cromoplaste.

Încă din anul 1883, A. Schimper considera că leucoplastele constituie tipul de plastide din care provin celelalte tipuri (verzi şi galbene).

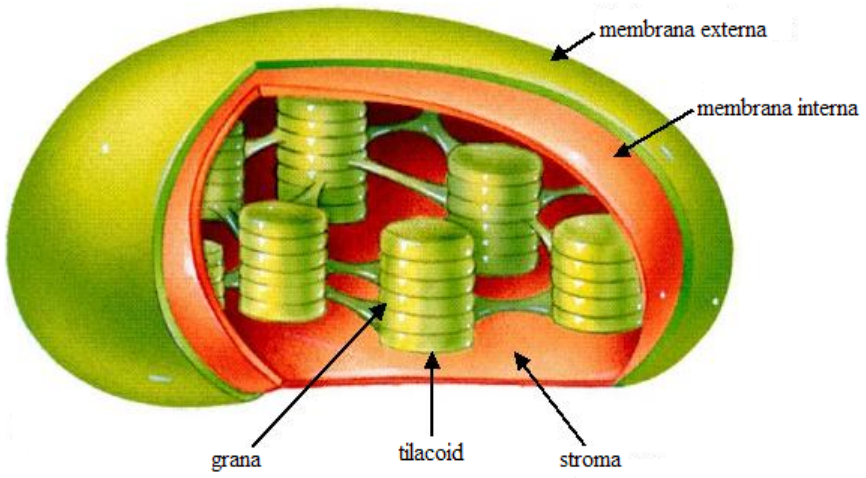


Figura nr. 7 - Schema structurii interne a cloroplastelor

O plastidă este alcătuită din:

a. **stromă** sau corpul plastidei, plină de substanță fluidă, granulară, numită matrice sau matrix, compartimentată de nişte formațiuni lamelare, membranoase, numite tilacoide (de la cuvântul grec *thylacoides* - în formă de sac);

b. formațiuni lenticelare sau discoidale, care formează nişte pachete compacte numite grane sau **granum** (de la latinescul *granum* - grăuncior);

c. **membrană dublă**, identică cu aceea a mitocondriilor, având o foiță externă netedă şi una internă cutată, care dă naştere la criste, prelungite cu tilacoide în lungul axei mari.

În funcție de compuşii chimici pe care îi conțin sau îi elaborează, plastidele sunt de trei feluri: cloroplaste, cromoplaste şi leucoplaste, dintre care cloroplastele sunt colorate, iar leucoplastele incolore.

Cloroplastele sunt cele mai mari organite celulare care se găsesc în toate celulele organelor verzi ale plantelor. Sunt prezente numai în celulele vegetale. La plantele superioare se găsesc numeroase cloroplaste, de formă sferică sau lenticilară, cu diametrul mare de 5μ, diametrul mic de 2 μ şi grosimea de 0,5 μ.

Într-o celulă se află în medie 20-100 de cloroplaste, fiind mai numeroase (200) în celulele țesutului palisadic din frunza de porumb. S-a calculat că la 1 mm^2 suprafață foliară de ricin se găsesc aproximativ 400000 cloroplaste. La algele verzi monocelulare, celula conține 1-2 cloroplaste mari, de forme diferite, numite cromatofor (gr. *chroma* - culoare și *phoros* - purtător).

La plantele superioare cloroplastele nu prezintă constituție omogenă; la periferie conține peristromă (o membrană incoloră), mai densă, iar in interior se distinge o masă hialină, lipsită de structură, numită stromă, matrice sau matrix.

Faptul că membrana externă şi stroma cloroplastului sunt incolore prezintă semnificație fiziologică deosebită, deoarece permite trecerea luminii până la moleculele de clorofilă, înlesnind astfel procesul de fotosinteză

Toate cloroplastele sunt delimitate la exterior de o membrană dublă, asemănătoare membranelor plasmatice şi membranei mitocondriale. Dubla membrană, care delimitează cloroplastul, prezintă la exterior o foiță netedă de 75Å grosime, care separă cloroplastul de hialoplasmă, iar spre interior o foiță, tot de 75Å având o serie de pliuri numite tilacoide, orientate paralel pe axa mare a cloroplastului. Între cele două straturi ale membranei cloroplastului există un spațiu transparent, plin cu lichid incolor.

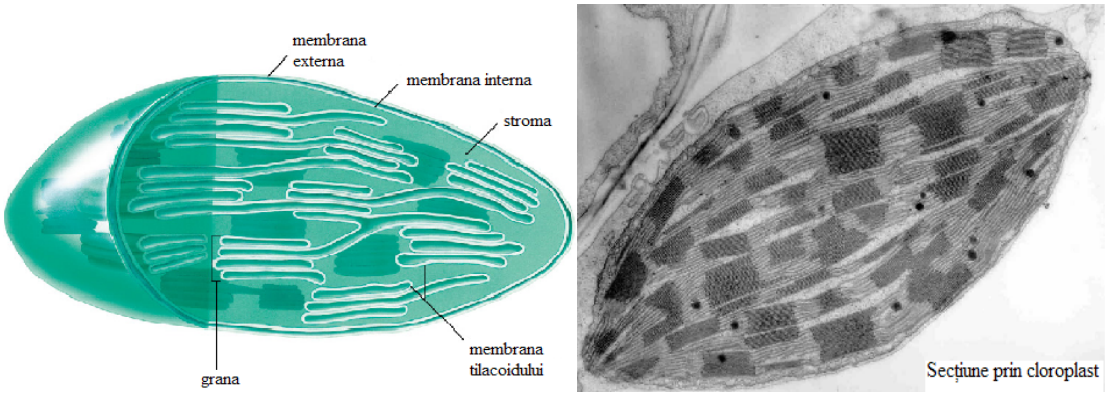


Figura nr. 8 - Orientarea tilacoidelor paralel cu axa mare a cloroplastului

Între tilacoidele stromei, la fiecare cloroplast se găsesc numeroase pachete cilindrice cu lamele discoidale numite grane.

O grană este alcătuită dintr-un teanc de saculi granari (2-100), de formă discoidală. Fiecare sacul granat este înconjurat de o membrană tristratificată, asemănătoare cu aceea a membranelor biologice. Formațiunile lamelare membranoase care delimitează saculii granelor se numesc tilacoidele granelor. Membrane tilacoidelor granei prezintă pe suprafața externă numeroase formațiuni granulare eliptice, în formă de ciupercă, cu dimensiunea 100/200Å, numite cuantosomi.

Fiecare cuatosom conține aproximativ 160 molecule de clorofile a, 70 molecule b, 48 molecule pigmenți carotenoizi, 2 atomi de Mg, 12 atomi de Fe şi 6 atomi de Cu, care nu fac parte din pigmenții asimilatori şi constituie cele mai mici formațiuni fotosintetizante. Fiecare grană este înconjurată de o membrană transparentă de natură lipoproteică.

În granele cloroplastelor se petrec toate reacțiile fotochimice din faza de lumină a fotosintezei. Pigmenții asimilatori se găsesc localizați în întregime în grane, iar amidonul

rezultat din polimerizare din produsul primar al fotosintezei – glucoză – se depune numai în stroma cloroplastului.

După particularităţile lor de structură, pigmenţii asimilatori din plantele superioare terestre se împart în două grupe: grupa pigmenţilor clorofilieni şi grupa pigmenţilor carotenoizi; pigmenţii clorofilieni joacă un rol deosebit de important în fotosinteză, iar pigmenţii carotenoizi însoţesc pigmenţii clorofilieni în celulele asimilatoare la toate plantele

Pigmenţii clorofilieni : clorofila a, prezente în celulele fotosintetizante al tuturor plantelor; clorofila b, care se găseşte la plantele superioare şi la algele verzi; clorofila c, prezentă la diatomee şi alge brune; clorofila d, semnalată la unele alge roşii; clorofila e, caracteristică algelor galben-aurii.

Molecula de clorofilă (fig. 10) este formată dintr-un ,,cap" hidrofil (nucleul tetrapirolic) şi o ,,coadă" hidrofobă sau lipofilă (fitolul). În centrul celor patru nuclei pirolici se găseşte un atom de Mg.

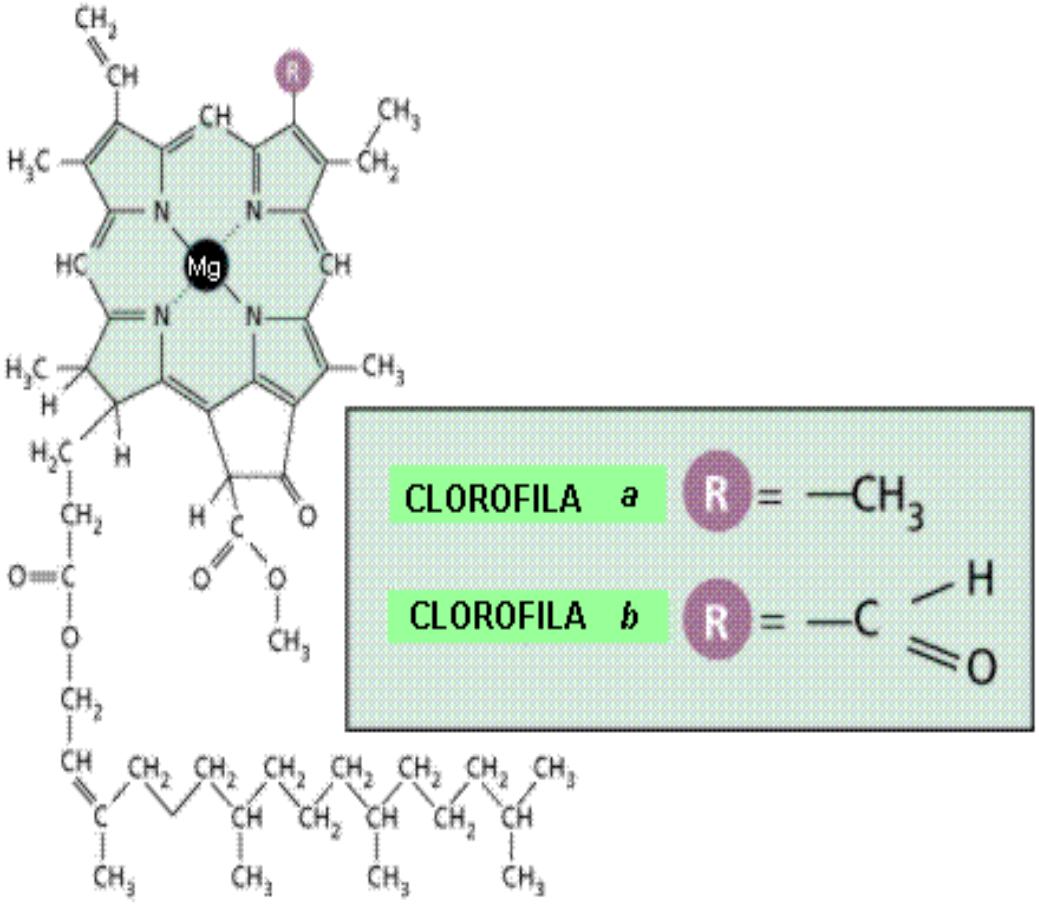


Figura nr. 9 - Structura schematică a moleculei de clorofilă

În funcţie de această arhitectonică, molecula de clorofilă se orientează pe lamelele granelor cu nucleul tetrapirolic spre proteine şi cu radicalul fitolic spre fosfolipide, de care se leagă prin legături de tip Van der Waals. La clorofilele a şi b, grupa fitolică este legată de cel de-al IV-lea nucleu pirolic.

Structura moleculelor de clorofilă şi însuşirile lor diferă după natura grupărilor care se ataşează nucleului tetrapirolic. Clorofila b diferă de clorofila a prin faptul că nucleul pirolic H posedă o grupare aldehidică în locul grupării metilice (- C-CH_3).

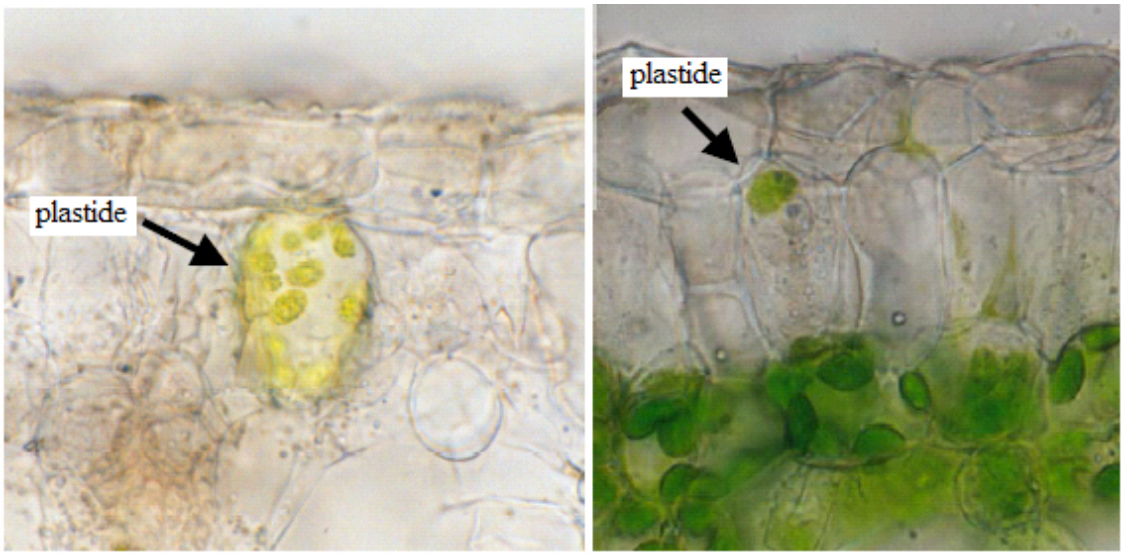


Figura nr. 10 - Plastide în celula vegetală

Deşi celelalte clorofile diferă puţin de clorofila a, aceste deosebiri sunt suficiente pentru a da însuşiri specifice fiecăreia.

În ceea ce priveşte compoziţia chimică, cloroplastele conţin în afară de 4-8% clorofilă şi numeroase alte substanţe organice şi minerale. Dintre acestea, cele mai importante sunt: proteinele insolubile (39-54%), lipidele (25-47%), pigmenţii carotenoizi (2-3%), ARN plastidial existent în stromă (1-2%), urme de ARN pe grane, glucide solubile, grăunciori de amidon, ADP, ATP, NADP, feredoxină, nucleotide, coenzime acceptoare de H, citocromi, vitamine, numeroase enzime (esteraze, fosfataze, carbohidraze) care participă la fotosinteză în procesul de captare şi transformarea energiei luminoase.

La plantele superioare, cloroplastele se formează din plastide şi urmează căi diferite, dependentede regimul de lumină

Funcţia principală a cloroplastelor o constituie fotosinteza, proces la care participă câteva enzime specifice care lipsesc din mitocondrii sau alte organite celulare, dar sunt prezente în cloroplaste. În prezenţa clorofilei şi în condiţii de lumină, cloroplastele absorb energia luminoasă şi o transformă, prin sisteme catalitice, în energie chimică potenţială de tipul glucidelor. Un rol oarecare în fotosinteză joacă şi carotenoizii care transmit clorofilei o parte din energia luminoasă pe care o absorb şi, în plus, protejează clorofila de fotooxidare.

În cursul fotosintezei pigmenţii clorofilieni nu se consumă, ci intervin numai printr-o acţiune catalitică.

Cromoplastele sunt plastide fără rol activ în asimilaţie. Au aceeaşi organizare ca şi cloroplastele. Sunt colorate în galben, portocaliu sau roşu, datorită prezenţei unor pigmenţi din grupa carotenoizilor. Cei mai frecvenţi carotenoizi sunt alfa-carotenul şi beta-carotenul ($C_{40}H_{56}$), de culoare portocalie, existenţi în rădăcinile de morcovi,

licopenul, un izomer al carotenului de culoare roşie, existent în fructele de tomate şi ardei, precum şi diferite forme de carotenoizi oxidaţi, de culoare galbenă, cum sunt: criptoxantina, xantofila, luteina, crizantemoxantina, violoxantina.

Din combinarea acestor pigmenţi carotenoizi, în stare redusă sau oxidată, rezultă culorile din petalele florile (crizanteme, lalea, crin, viorele etc.), din fructe (măceş, ardei, tomate, pepene, portocal etc.), din frunze (varza roşie, loboda) şi din rădăcini şi bulbi (sfeclă roşie, ceapa roşie).

Cromoplastele conţin lipide (50%), proteine (20%), precum şi acid ribonucleic etc. Rolul carotenoizilor în petalele florilor şi în fructe ar fi acela de a atrage păsările şi insectele, iar prin intermediul acestora ar participa indirect la răspândirea speciilor.

În frunzele verzi carotenoizii sunt mascaţi de culoarea verde a clorofilei şi de aceea nu se pot vedea decât toamna, când se reduce cantitatea de clorofilă.

Leucoplastele sunt plastide incolore, prezente în celulele ţesuturilor embrionare din vârful rădăcinilor şi al tulpinilor, în petalele albe ale florilor, în albumenul seminţelor, în bulbi, rizomi, tuberculi.

În funcţie de substanţa de rezervă care se acumulează în stromă, *leucoplastele* poartă denumiri diferite, şi anume: *amiloplaste* (cu grăuncior de amidon) prezente în tuberculi şi rizomi, proteoplaste (cu proteine), *oleoplaste* (cu lipide) existente în celulele endospermului seminţelor de de ricin, floarea soarelui etc.

La întuneric, leucoplastele acumulează anumite substanţe ergastice, care la lumină pot fi folosite la construcţia granelor şi în felul acesta leucoplastele se transformă în cloroplaste sau cromoplaste.

Ribozomii. Sunt particule ultrastructurale, citoplasmatice, de natură ribo-nucleoproteică, cu dimensiuni cuprinse între 80 şi 300 Å, prezente în toate tipurile de celule. Au fost descoperite de G.E. Palade (1953) în omogenate de celule hepatice şi în ultrasecţiuni celulare şi din această cauză se numesc granulele lui Palade. La plante, ribozomii au fost puşi în evidenţă de către E. Robinson şi R. Brown (1953) în celulele rădăcinii de bob.

Ribozomii celulelor procariote au dimensiuni mai mici decât la eucariote. Ribozomii nu prezinta membrana la periferie şi sunt alcătuiţi din 2 subunităţi (una mică si una mare). În timpul procesului de sinteză ribozomii acţionează ca punct de legatură între toate moleculele implicate, precis poziţionate unele faţă de celelalte. Diametrul ribozomilor este de aproximativ 20nm.

În hialoplasma celulelor vegetale, ribozomii se găsesc în formă liberă sau ataşaţi peretelui exterior al canaliculelor reticulului endoplasmatic rugos (ergatoplasma). Ribozomii se găsesc ataşaţi şi pe suprafaţa externă a membranei nucleare. În stare liberă se găsesc şi în interiorul cloroplastelor şi al mitocondriilor. În celulele meristematice, ribozomii sunt liberi în citoplasmă, reticulul endoplasmatic la aceste celule fiind puţin dezvoltat.

În privinţa compoziţiei chimice, ribozomii sunt de natură nucleoproteică, fiind alcătuiţi din molecule de ARN asociate cu molecule de proteine bazice, în părţi egale, la care se adaugă ioni de Ca^{++} şi Mg^{++} legaţi de ARN ribozomal. Proteinele ribozomale sunt de tipul histonelor şi conţin mari cantităţi de arginină, lizină, acid asparagic, acid gluatamic şi cantităţi mai mici de metionină, serină şi alanină. În interiorul ribozomului predomină ARN, iar proteinele se găsesc într-un strat monomolecular la suprafaţă. În

ribozomi mai există ribonuclează în stare legată, precum şi esteraze, fosfataze etc., enzime implicate în fotosinteză şi în proteosinteză.

Funcţia principală a ribozomilor este sinteza proteinelor, fenomen care se desfăşoară mai intens la nivelul reticulului endoplasmatic rugos.

Asamblarea aminoacizilor în lanţuri polipeptidice se realizează la nivelul ribozomilor, de unde trec în lumenul reticulului endoplasmatic rugos, prin care circulă şi migrează în hialoplasmă. Ribozomii izolaţi sunt inactivi în procesul de proteosinteză.

Procesul de sinteză a proteinelor este declanşat prin acţiunea acizilor nucleici, cu ajutorul ATP-ului care determină unirea aminoacizilor în lanţuri polipeptidice (fig.12). aminoacizii sunt transportaţi din diferite părţi ale citoplasmei de către moleculele de ARN-transportor. Ordinea de aranjare a aminoacizilor în molecula proteică este determinată de ARN-mesager, care vine din nucleu în citoplasmă ducând informaţii genetice specifice transmise de ADN-nuclear. ARN-mesager este fixat pe ribozomi după un anumit „cod" şi joacă rol de tipar, pe care se asamblează aminoacizii într-o anumită ordine. Activitatea ribozomilor este controlată direct de nucleu, prin intermediul acizilor nucleici (ADN şi ARN). După asamblarea aminoacizilor în lanţuri polipeptidice, ARN-transportor este pus în libertate şi asigură reluarea procesului de proteosinteză cu alţi aminoacizi veniţi din hialoplasmă.

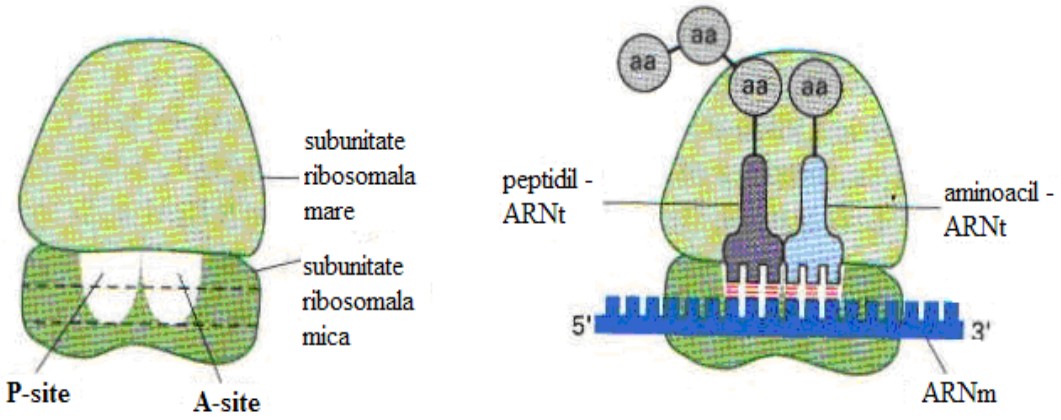


Figura nr. 11 - Aportul ribozomilor din ergatoplasmă în sinteza proteinelor

Dictiozomii. Sunt organite citoplasmatice care constituie elemente de structură ale aparatului Golgi, observat în anul 1898 de Camilo Golgi în celulele animale şi de A. Guillermond, în 1935, în celulele vegetale.

Denumirea de dictiozom vine de la grecescul *dictyon* - reţea.

Dictiozomii se disting uşor în celulele tinere ale meristemului apical, în celulele în curs de diferenţiere şi în celulele puternic vacuolizate din parenchimul medular.

Unitatea morfologică şi de structură a aparatului Golgi este deci dictiozomul, o formaţiune lamelară, alcătuită din 2-10 saculi sau cisterne cu aspect de discuri suprapuse, aproximativ circulare, concrescute la centru. La periferie discurile lamelare ale dictiozomului sunt libere, uşor umflate şi puţin curbate.

Un dictiozom seamănă cu un teanc de farfurii concrescute la centru, cu marginile libere şi uşor îngroşate. Un sacul sau cisternă care intră în alcătuirea unui dictiozom este o formaţiune lamelară turtită, membranoasă, aproximativ circulară, cu suprafeţele exterioare netede, mărginită de o membrană dublă, de aproximativ 75-80Å.

Dubla membrană care înconjoară cisternele dictiozomului este o membrană elementară, alcătuită din două foițe, fiecare având la interior straturi de molecule bipolare de lecitină, aşezate cu polii hidrofobi față în față, iar spre exterior câte un strat de proteine hidratate.

În interiorul dictiozomilor se găsesc proteine, fosfolipide, pectine, răşini şi foarte puține enzime (fosfataze).

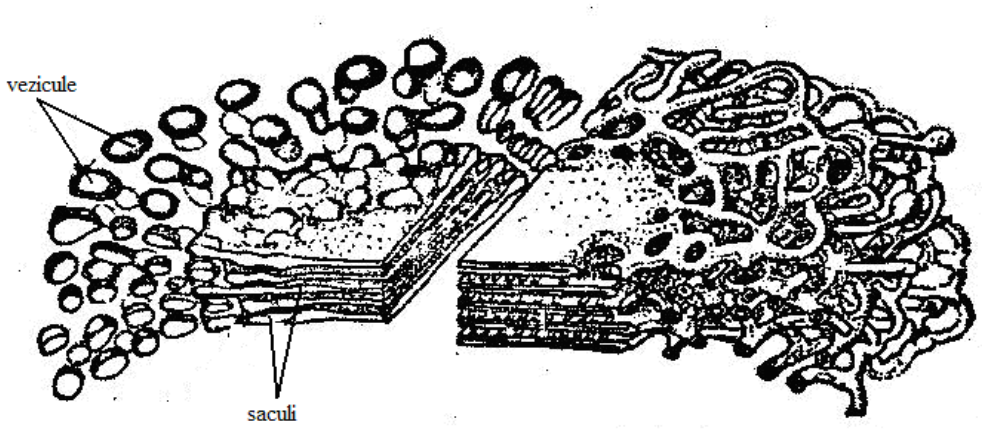


Figura nr.12 - Tipuri de dictiozomi cu sacule suprapuse şi vezicule periferice
(d. Kaussmann, 1963)

Importante studii cu privire la ontogenia aparatului Golgi (fig. 14) a efectuat elvețianul A. Frey-Wyssling, care consideră că formarea dictiozomului începe cu apariția unor membrane duble, concentrice, ce se deschid încet şi iau forma unor cisterne cu membrană dublă.

Lucrând cu celule vegetale H. H. Mollenhauer şi W. G. Whaley au observat că dictiozomul prezintă două fețe sau capete, una formatoare sau imatură, unde se formează cisterne noi şi alta matură, care conține cisterne ajunse la maturitate.

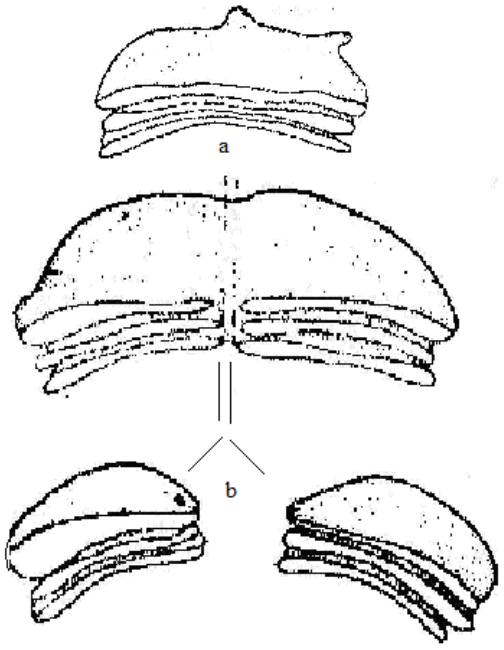


Figura nr. 13 - Formarea dictiozomilor prin bipartiția (b) celor existenți (a)

Din cisternele mature se desprind mereu vezicule secretorii, care migrează în citoplasmă şi îşi varsă conținutul în membrana pectocelulozică a celulei. Autorii au observat şi modul în care veziculele desprinse din saculele dictiozomului se aliniază şi confluează, pentru a da naştere membranei primare, pectocelulozice care separă cele două celule-fiice. Aceste vezicule conțin material de constituție al membranei celulare (pectine şi hemiceluloză).

Dictiozomii joacă rol important şi în activitatea secretoare a celulei, fiind considerați rezervoare ale produşilor nefolositori rezultați din activitatea catabolică (deşeuri metabolice-uleiuri volatile, mucilagii, flavonoide).

Lizozomii. Sunt formațiuni citoplasmatice veziculare, de formă aproximativ sferică, având dimensiuni ceva mai mici decât mitocondriile şi mai mari decât ribozomii.

La exterior sunt delimitați de o membrană lipoproteică simplă. Această membrană înveleşte o stromă densă, în care se găsesc aproximativ 12 tipuri de enzime hidrolizante, ca: fosfataze, esteraze, nucleaze, proteaze, ADN-aze, sulfataze etc.

Aceste mici sfere pline cu enzime au fost numite lizozomi de către Cristian de Duve (1959) care le-a descoperit şi pentru care a fost distins cu premiul Nobel în 1974. Denumirea de lizozomi vine de la grecescul *lysis* - topire şi *soma* - corp.

Funcția fundamentală a lizozomilor este descompunerea substanțelor de rezervă cu moleculă mare (poliglucide, proteide, lipide, lipoide) din celulă. Acest lucru se realizează prin dezorganizarea membranei lizozomilor şi trecerea enzimelor hidrolizante în hialoplasmă, unde produc descompunerea substanțelor complexe şi trecerea lor în substanțe cu moleculă mai simplă, care pot fi utilizate în nutriția intracelulară. În felul acesta, în procesul germinării semințelor, embrionul creşte pe seama substanțelor de rezervă din celulele endospermului sau a cotiledoanelor, hidrolizate de către enzimele din lizozomi.

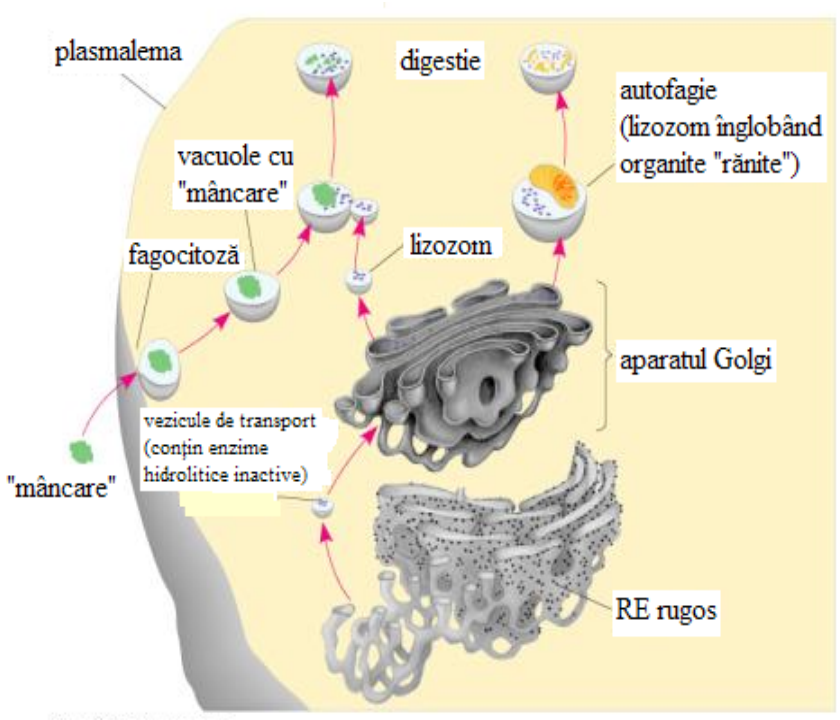


Figura nr. 14 - Activitatea lizozomilor

Degradarea hidrolitică a substanţelor complexe din celulă duce uneori la lezarea integrităţii celulei. Acest lucru se petrece în condiţii de inaniţie sau la moartea celulei, când membrana lizozomilor se dezagregă uşor, iar enzimele lizozomului trec cu uşurinţă în hialoplasmă unde provoacă necrozarea materiei vii şi autoliza totală a hialoplasmei.

În mod obişnuit, lizozomii se adună în jurul mitocondriilor din celulă, iar produşii de hidroliză rezultaţi sunt folosiţi de către mitocondrii în procesul de respiraţie.

2.1.1.3. Membranele plasmatice

Citoplasma celulelor vegetale este delimitată la periferie de către o membrană celulară numită *plasmalemă,* iar spre vacuole o altă membrană, mai puţin permeabilă, numită *tonoplast.* Întrucât ambele membrane fac corp comun cu citoplasma celulei şi nu pot fi detaşate, aşa cum se poate detaşa membrana pectocelulozică, poartă denumirea de membrane plasmatice.

Plasmalema. Este o peliculă extrem de subţire, nedetaşabilă, diferenţiată din citoplasmă la periferia acesteia, aderentă la peretele pectocelulozic al celulei. Această peliculă, mai densă decât restul citoplasmei, posedă însuşiri de membrană relativ semipermeabilă-selectivă.

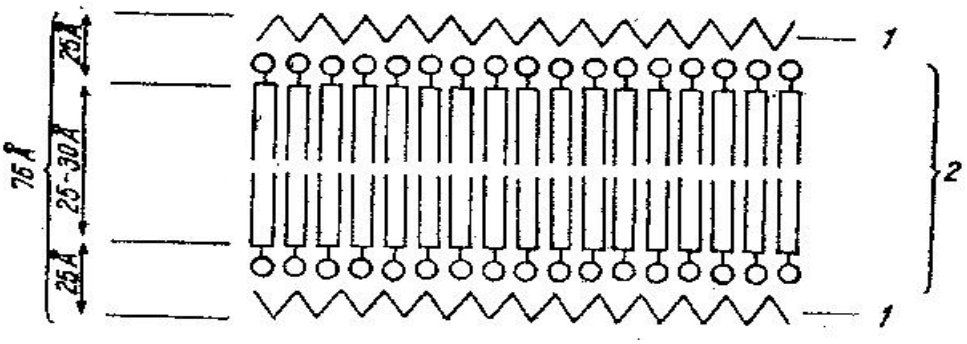
Ea reprezintă o „barieră" care permite pătrunderea unor substanţe în celule şi opreşte pătrunderea altora, permiţând în acelaşi timp ieşirea afară din celulă a diferitelor substanţe sau a unor produşi de catabolism. Prin aceste însuşiri ale sale plasmalema participă la activitatea vitală a celulei pe care o influenţează.

Plasmalema poate fi pusă în evidenţă în mod indirect prin fenomenul de plasmoliză-deplasmoliză.

Modul cum se formează plasmalema este prin aglomerarea lipidelor la suprafața citoplasmei, în mod asemănător cu ridicarea grăsimii la suprafața apei într-un pahar. Aşa se explică faptul că periferia citoplasmei este mai bogată în lipoide şi prezintă un strat mai dens decât mezoplasma. În acelaşi timp, prezența lipidelor la periferia citoplasmei, micşorează tensiunea superficială a acesteia.

În ultrastructura plasmalemei există molecule de ATP care asigură energia necesară funcțiilor de permeabilitate şi selectivitate a acestei membrane.

La microscopul electronic, plasmalema apare ca o mebrană dublă, formată din două foițe dense şi omogene, de 75-90Å.



1 - straturi proteice; 2 - fosfo-lipido-proteine

Figura nr. 15 - Structura moleculară a membranei plasmatice (d. Nougaréde, 1969)

Fiecare din cele două foițe este constituită din două straturi de molecule proteice, dispuse paralel, care la microscopul electronic apar întunecate (dense, netransparente). Între acestea se află două straturi de molecule fosfolipidice, care la microscop apar mai transparente (mai luminoase). Moleculele de fosfolipide sunt bipolare şi se aliniază paralel între ele şi perpendicular pe suprafața membranei; grupările hidrofile sunt asociate cu straturile proteice, iar grupările hidrofobe sunt aşezate față în față spre interior.

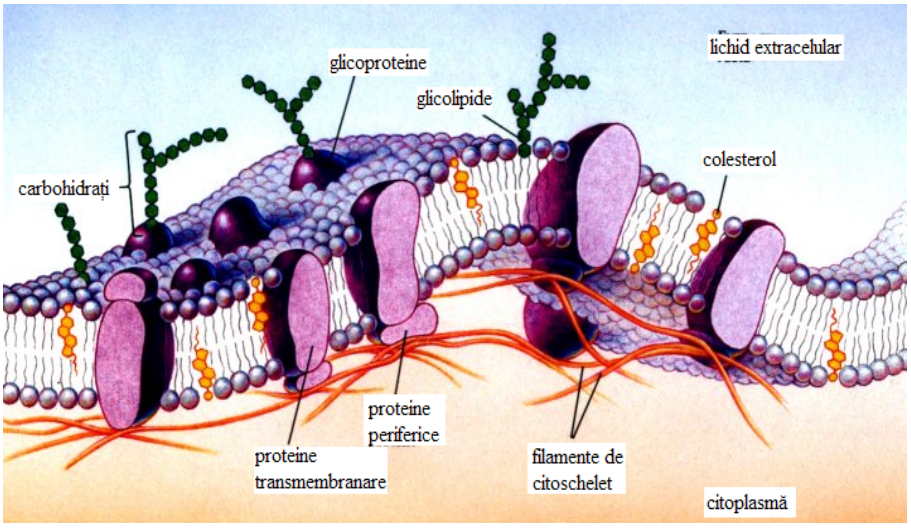


Figura nr. 16 - Ultrastructura membranei plasmatice

Compoziţia chimică a plasmalemei este alcătuită din circa 2/3 lipide (steride, lecitine), circa 1/3 proteine şi cantităţi infime de poliglucide şi enzime, care facilitează transportul activ al substanţelor prin membrane şi reglează ordinea de desfăşurare a reacţiilor biochimice din plasmalemă.

Lipidele conferă membranelor o permeabilitate redusă pentru ioni şi o permeabilitate mare pentru substanţele solubile în grăsimi.

Modul de aranjare a moleculelor proteice în lamelele externe imprimă plasmalemei o anumită rezistenţă mecanică şi elasticitate. Elasticitatea este dovedită de prezenţa firelor de citoplasmă (plasmodesme) întinse între conţinutul contractat al unei celule plasmolizate şi membrana pectocelulozică.

Plasmalema prezintă din loc în loc pori fini, corespunzători terminaţiilor reticulului endoplasmatic. Cercetările au stabilit că plasmalema joacă un rol important în reglarea schimburilor osmotice dintre celulă şi mediul extracelular.

Plasmodesmele sunt fire de citoplasmă şi plasmalemă care leagă conţinutul viu al celulelor învecinate, făcând din întregul organism pluricelular o singură unitate plasmatică şi funcţională. În plasmodesme există nişte canalicule care fac legătura cu reticulul endoplasmatic şi asigură conducerea excitaţiilor şi circulaţia soluţiilor încărcate cu săruri, ioni liberi, gaze dizolvate etc.

După moarte celulei, plasmalema îşi pierde semipermeabilitatea, ceea ce înseamnă că baza sa moleculară este întreţinută prin consum de energie de tip ATP.

Tonoplastul. Este o peliculă membranoasă ca şi plasmalema, care delimitează citoplasma spre vacuole. Are o structură submicroscopică mai consistentă decât plasmalema, fiind alcătuită dintr-un număr dublu de straturi fosfolipoproteice, ceea ce îi conferă un caracter mai pronunţat de semipermeabilitate şi un schimb selectiv de substanţe mai strict decât plasmalema.

Existenţa tonoplastului a fost pusă în evidenţă prin experienţe cu izotopi radioactivi care demonstrează acumularea temporară a unor substanţe în citoplasmă înainte de a trece în sucul vacuolar. Deci, în jurul vacuolei se găseşte o membrană greu de străbătut.

Elasticitatea tonoplastului atestă faptul că în structura sa chimică se găsesc proteine, iar dezintegrarea sa în solvenţii lipidelor dovedeşte prezenţa lipoizilor. Tonoplastul are deci aceeaşi compoziţie chimică ca şi plasmalema.

Ambele membrane plasmatice sunt alcătuite din substanţe identice cu cele existente în masa de citoplasmă şi de aceea se pot reface uşor în caz de rănire.

Cât priveşte gradul de permeabilitate, s-a constatat o oarecare diferenţă între cele două membrane. Plasmalema este mai uşor traversată de moleculele de zaharoză, pe când tonoplastul este mai puţin permeabil.

Această diferenţă de permeabilitate favorizează migrarea glucidelor elaborate în fotosinteză, în afara celulelor, evitându-se astfel acumularea lor excesivă în vacuole.

2.1.2. Nucleul

Este un corpuscul mai dens decât citoplasma, de formă sferică sau ovală, discoidală, bastonaş etc. Denumirea de nucleu vine de la latinescul *nucleus* - sâmbure.

Nucleul este alcătuit dintr-un sistem coloidal complex, cu vâscozitate variabilă, ce trece de la starea de sol la cea de gel, cu indice de refracţie mare, ceea ce asigură

observarea sa la orice microscop. Mărimea nucleului este, în general sub 0,5mμ diametru.

La exterior nucleul este delimitat de o membrană nucleară dublă, similară membranelor mitocondriilor sau plastidelor. Membrana nucleară este formată din două foițe lipo-proteice, separate de un spațiu clar, transparent, cu grosimea de 200-300Å. În anumite puncte cele două foițe se unesc formând porii (40-80 pori/μ^2).

În interiorul nucleului se găseşte plasma nucleară (carioplasma), care este o masă fluidă, coloidală, asemănătoare citoplasmei, dar cu un conținut bogat în nucleoproteide. În carioplasmă se găsesc unul sau mai mulți nucleoli, filamente de cromatină, ioni minerali (Ca^{++}, K^{+}), picături de lipide, enzime cu acțiune sintetică şi hidrolitică (arginază, peptidază, esterază, lipază, fosfatază alcalină, ribonuclează etc.).

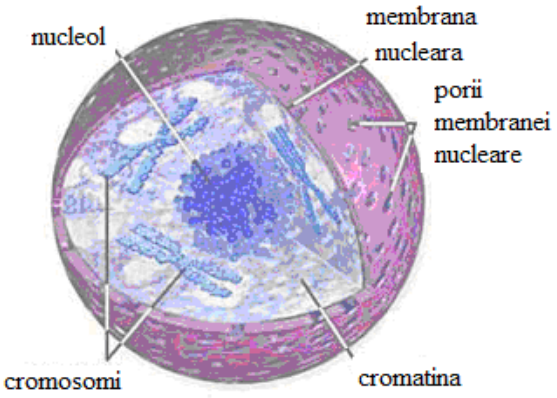


Figura nr. 17 - Ultrastructura nucleului

Nucleolii din interiorul nucleului sunt foarte refringenți şi au un conținut ridicat de acizi ribonucleici (ARN), care dau acestora o mare activitate şi labilitate în sinteza proteinelor. Cromatina este o substanță de tipul nucleoproteidelor, alcătuită din proteine bazice (histone) combinate cu acizi nucleici (ADN, ARN) (fig. 19).

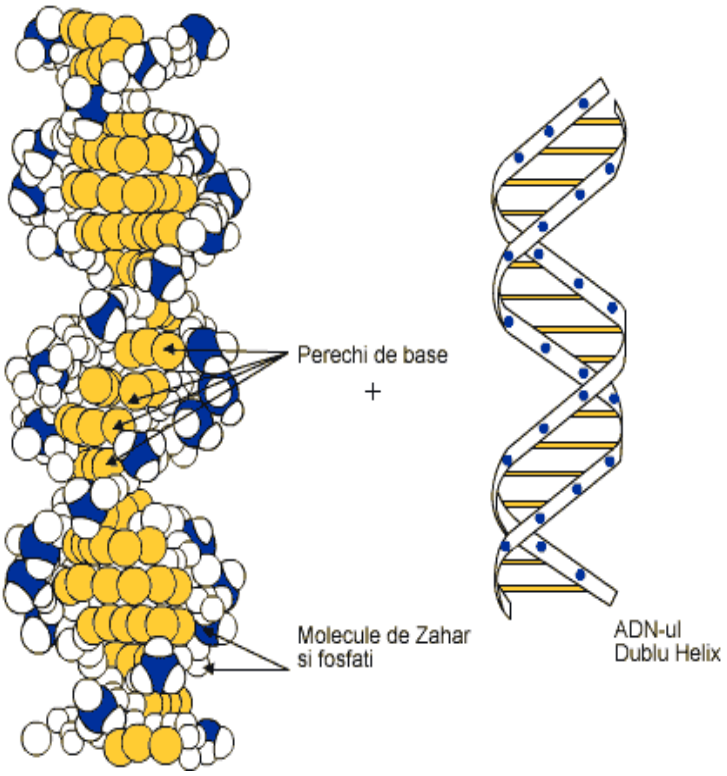


Figura nr. 18 - Structura dublu helicoidală a acidului dezoxiribonucleic din nucleul celular

Când celula intră în diviziune, cromatina se concentrează şi se transformă în cromozomi, cu un număr caracteristic fiecărei specii, reprezentat prin simbolul 2n (diploid).

Funcția specială a cromozomilor este aceea de depozitare a informației genetice în ADN, de purtători ai genelor, care asigură transmiterea caracterelor ereditare de la genitori la descendenți sau de la celula-mamă la celulele-fiice.

În timpul diviziunii celulare informația genetică din ADN este preluată de ARN-nuclear, caracterizat printr-o mare mobilitate şi activitate metabolică. Sub acțiunea unor enzime speciale, ARN iese din nucleu, prin porii membranei nucleare, şi circulă în citoplasmă sub formă de ARN-mesager (ARN_m). Aici se fixează pe pereții ribozomilor, unde duce tiparul sau mesajul genetic transmis de ADN din nucleu. Pe acest tipar are loc cuplarea aminoacizilor în lanț polipeptidic, corespunzător succesiunii nucleotidelor din ARN- mesager

În toate manifestările vitale ale celulei nucleul are rol fiziologic primordial, fiind cea mai importantă formațiune subcelulară, în strânsă interrelație cu citoplasma. El participă nu numai la transmiterea caracterelor ereditare, ci şi la alte procese, cum ar fi:

- reglarea formării moleculelor enzimatice;
- dirijarea proceselor de sinteză a proteinelor;
- formarea membranei celulozice;
- asigurarea valorii tampon a protoplasmei împotriva modificării pH;
- participarea sa la procesele de diferențiere celulară, regenerare şi cicatrizare a rănilor etc.

2.1.3. Vacuole

Vacuolele sunt constituienţi ai celulelor pline cu suc vacuolar.

Forma şi mărimea vacuolelor diferă, funcţie de vârsta celulei; în celulele tinere din ţesuturile meristematice, vacuolele sunt foarte mici şi au forme globulare.

Pe măsură ce se maturizează celula, vacuolele mici se umplu cu apă şi se măresc, confluează unele cu altele, numărul lor scade treptat, iar în final rămâne o singură vacuolă mare, care ocupă partea centrală a celulei, în timp ce protoplasma vie este împinsă la exterior spre membrana celulozică.

Acest proces se petrece în sens invers în timpul maturării seminţelor, când se pleacă de la o vacuolă mare cu suc vacuolar fluid şi se ajunge la multe vacuole mici cu suc dens, care se gelifică treptat şi devin grăunciori de aleuronă.

Acestea reprezintă rezervele protidice din celulele în stare de viaţă latentă, care sunt consumate de embrion în timpul germinaţei seminţei.

Vacuola este delimitată la exterior de tonoplast, care permite trecerea apei şi a substanţelor cu moleculă mică şi opreşte substanţele organice cu moleculă mare (flavone, antociani, taninuri, alcaloizi)

Vacuola reprezintă rezervorul de apă a celulei. În vacuolă se găsesc diferite săruri minerale şi molecule organice. Substanţele minerale sunt dizolvate sub formă de molecule sau disociate în ioni, iar substanţele organice de o mare diversitate, se pot afla atât dizolvate, cât şi sub formă coloidală. Printre acestea amintim: acizi organici (malic, citric, tartric, oxalic), glucide (glucoza, fructoza, zaharoza, inulina, gume, mucilagii), uleiuri eterice, alcaloizi, glicosizi, taninuri etc. Toate aceste substanţe dau sucului vacuolar un pH acid, care diferă de acela al citoplasmei, în general neutru sau uşor alcalin.

Rolul fiziologic al vacuolelor constă în participarea sucului vacuolar la diferite funcţii esenţiale din viaţa celulei: hidratarea celulei pe principii osmotice, aprovizionarea cu elemente minerale, reţinerea substanţelor toxice.

2.1.4. Membrana celulozică (peretele celular)

Este un constituient propriu numai celulelor vegetale. Membrana celulozică este un produs metabolic al protoplasmei şi alcătuieşte un schelet pericelular relativ rigid, care împiedică exteriorizarea mişcărilor plasmatice.

Membrana celulozică se formează după ultima fază a diviziunii nucleului, atunci când apare placa ecuatorială. Între cele două celule-fiice se formează mai întâi lamela mediană a membranei, alcătuită din vezicule provenite de la dictiozomi. Peste lamela mediană se depun straturi succesive de celuloză, care vor alcătui membrana primară, se formează membrana secundară. La fibrele lemnoase de conifere se formează şi o membrană terţiară, foarte rezistentă, lipsită de celuloză, dar care conţine pectină şi xilan. Lamela mediană poate fi dizolvată pe cale naturală sub acţiunea unor enzime, iar pe cale artificială prin fierbere în apă, acizi sau alcalii.

Unităţile de bază care intră în alcătuirea acesteia sunt constituite din macromolecule de celuloză, grupate în micele, microfibrile, macrofibrile şi fibre.

Calitatea fibrelor vegetale legată de elasticitate, extensibilitate, rezistenţă la rupere etc. depinde de numărul straturilor celulozice şi de modul de aranjare a fibrelor în aceste straturi. În membranele primare microfibrilele sunt dispuse încrucişat, formând o ţesătură laxă. În membranele secundare, microfibrilele sunt orientate paralel, formând

diferite tipuri de structuri, cum ar fi: *structura fibrilară* (la fibrele de in, cânepă, urzică), *structură inelară* (în trahei şi traheide inelate), *structură spiralată* (în fibrele lemnoase şi în traheidele coniferelor).

În spaţiile intermicelare pătrund numai molecule de apă şi substanţe dizolvate în apă. În spaţiile interfibrilare pătrund atât substanţe hidrofile (pectină, lignină, hemiceluloză), cât şi substanţe hidrofobe (cutină, suberină, ceruri). În funcţie de raportul dintre aceste substanţe apar deosebiri esenţiale în structura submicroscopică şi proprietăţile funcţionale ale diferitelor tipuri de membrane.

Membrana celulară creşte concomitent cu creşterea celulei, atât în suprafaţă cât şi în grosime, modificându-se treptat elasticitatea şi plasticitatea.

Creşterea în suprafaţă a membranei celulare se face prin intususcepţiune, adică prin intercalarea de noi microfibrile de celuloză printre cele vechi. Acest mod se întâlneşte numai la membranele primare, în etapa creşterii embrionare. În acest proces, un rol important îl au unii fitohormoni din grupa auxinelor, mai concentraţi în zonele de creştere, unde măresc plasticitatea membranelor celulozice.

Creşterea în grosime a membranelor primare şi secundare se face prin apoziţie interioară, adică prin depunere centripetă în straturile de celuloză a unor noi micele, microfibrile şi macrofibrile secretate de protoplasmă. La îngroşarea membranei prin apoziţie rămân unele porţiuni neîngroşate (pori), prin care trec plasmodesmele de la o celulă la alta. Când membrana s-a îngroşat până la limita de elasticitate, încetează atât creşterea membranei cât şi a celulei.

Analiza chimică a membranelor celulare arată 34-46% celuloză, 33-42% hemiceluloze, 8-20% lignină, apoi polizaharide necelulozice, substanţe pectice (acid pectic, pectină, pectoză), proteine, gliceride şi ceruri (suberină, cutină) şi unele elemente minerale.

Membrana celulară îndeplineşte o serie de funcţii împortante în viaţa celulei, şi anume:

- funcţie de apărare a protoplasmei;
- rol de susţinere mecanică a celulelor şi ţesuturilor;
- permite trecerea plasmodesmelor de la o celulă la alta etc.

2.2. Proprietăţile fizice ale materiei celulare vii

Ca sediu al manifestărilor vitale, materia vie din celulă prezintă unele proprietăţi fizice cum sunt:

Stările de agregare. Celula vegetală este alcătuită din trei feluri de particule: micromoleculare, coloidale şi grosiere.

Particulele micromoleculare sunt formate din molecule mici (sub 10Å) sau ioni, rezultaţi din disocierea substanţelor electrolitice. Ele alcătuiesc soluţii moleculare omogene, precum şi soluţii ionice care difuzează uşor prin membrane permeabile (membrana celulozică) şi se comportă osmotic activ faţă de membranele semipermeabile (plasmalema, tonoplastul).

Particulele coloidale au dimensiuni cuprinse între 10 şi 100 Å, greutatea moleculară fiind de peste 10 000. Aceste particule alcătuiesc soluţii coloidale, heterogene din punct de vedere optic, nu dializează, sunt inactiv osmotic, sunt încărcate electric, pot

avea stare de sol (nestructurat) sau de gel (structurat) şi prezintă la suprafaţa lor diferite reacţii fizico-chimice.

Particulele grosiere sunt constituienţi celulari mari, care nu trec prin nici un fel de membrane (diametrul peste 1000 Å).

Sistemul coloidal. Baza ultrastructurală a materie protoplasmatice vii este reprezentată de un sistem coloidal polifazic, complex şi heterogen, în care predomină proteinele moleculare.

Coloizii din protoplasmă dau cu apa un hidrosol coloidal fluid, transparent, în care apa formează faza continuă, iar coloizii faza dispersă. Între cele două faze ale sistemului coloidal se creează anumite raporturi, care imprimă materiei vii o stabilitate relativă. Starea de hidrosol este caracteristică celulelor cu activitate fiziologică redusă.

Când celulele trec la o activitate fiziologică mai redusă, protoplasma devine un hidrogel coloidal, ca urmare a pierderii apei. Trecerea materiei vii de la starea de hidrosol la cea de hidrogel se numeşte gelificare.

Dacă în materia vie se acumulează o cantitate prea mare de ioni minerali, cazul fertilizării excesive, particulele coloidale pierd învelişul apos, se contopesc mai multe la un loc şi precipită, într-un proces reversibil. Dacă micelele pierd şi apa de hidratare, atunci coagulează ireversibil.

Vâscozitatea. În cazul celulelor vii, vâscozitatea protoplasmei nu este nici omogenă şi nici în stare de repaus. Ea este alcătuită din zone de consistenţă diferită, în care se desfăşoară curenţi citoplasmatici.

Vâscozitatea citoplasmei este de aproximativ 18 ori (în medie) mai ridicată decât a apei, cu o consistenţă asemănătoare uleiului de ricin. Consistenţa citoplasmei vii nu este constantă; ea trece de la starea de sol la cea de gel şi invers.

Vâscozitatea protoplasmei este mult mai mare la celulele bătrâne decât la cele tinere sau în stare de activitate metobolică intensă.

La temperatură foarte scăzută (iarna), vâscozitatea protoplasmei creşte foarte mult, mergând până la consistenţa solidă. La temperatura de $+30^0$C vâscozitatea revine la normal. Temperatura de $+50^0$C este letală şi determină coagularea protoplasmei. Lumina puternică măreşte vâscozitatea protoplasmei, iar lumina slabă o reduce.

Cât priveşte relaţia dintre vâscozitate şi pH s-a constatat că protoplasma prezintă vâscozitate minimă la punctul izoelectric şi creşte atât în mediu acid, cât şi în cel alcalin.

Eterul, alcoolul, cloroformul, CO_2, unele acţiuni mecanice (şocuri, înţepături) şi anumite săruri (Ca), în concentraţii mari provoacă coagularea protoplasmei. Vâscozitatea protoplasmei creşte foarte mult în prezenţa cationului bivalent de Ca^{++} , în timp ce cationul monovalent de K^+ sporeşte fluiditatea protoplasmei. S-a dovedit experimental că ionii de Ca^{++} prelungesc timpul de plasmoliză, în timp ce ionii monovalenţi (K^+) îl scurtează.

Modificarea vâscozităţii protoplasmei influenţează viteza de desfăşurare a proceselor metabolice.

Elasticitatea şi plasticitatea. Protoplasma celulelor vii poate fi întinsă în fire subţiri, care revin la poziţia iniţială (întindere elastică) sau nu mai revin (întindere plastică). Nucleul unei celule poate fi deplasat de la locul său cu ajutorul unui ac microscopic. Dacă scoatem acul, nucleul revine la locul iniţial, ceea ce constituie dovada cea mai sigură a elasticităţii protoplasmei.

Supusă unei compresii nu prea mari, pe o durată mai lungă de timp, protoplasma celulei se deformează (plasticitate) fără să-şi mai revină după încetarea presiunii.

Elasticitatea şi plasticitatea, constatate prin întindere şi compresie, sunt dovezi ale unei structuri submicroscopice certe a protoplasmei.

Nemiscibilitatea citoplasmei cu apa. Datorită faptului că în protoplasma celulelor se găsesc o serie de substanţe organice macromoleculare, de constituţie, cu structură submicroscopică şi datorită faptului că prezintă tensiune superficială, protoplasma scoasă din celulă şi pusă într-o picătură de apă nu se amestecă cu apa, ci ia forma globuloasă pe care o păstrează.

Structura submicroscopică a citoplasmei. Existenţa unei structuri submicroscopice a citoplasmei celulare, respectiv a unei configuraţii spaţiale, este atestată de însuşirea de elasticitate, iar teoria punctelor de contact explică această însuşire.

Cea mai importantă deosebire între structura fină, submicroscopică, a citoplasmei şi aceea a unui coloid proteic lipsit de viaţă constă în faptul că macromoleculele proteice, răspândite în apă ca mediu de dispersie, se unesc prin puncte de contact (legături de hidrogen) alcătuind o reţea spaţială de mari dimensiuni. Sub influenţa curenţilor de apă, aceste edificii macromoleculare se înconvoaie în toate sensurile în jurul punctelor de contact, iar dacă sunt supuse compresiei se încâlcesc şi nu-şi mai revin. Această reţea de macromolecule proteice şi mişcările sale stau la baza fenomenului de elasticitate şi compresibilitate a citoplasmei.

Punctele de contact dintre macromolecule sunt labile. Când aceste contacte se desfac citoplasma se lichefiază (stare de sol), iar când contactele dintre molecule se refac citoplasma se gelifică (stare de gel). Teoria punctelor de contact explică existenţa unei structuri submicroscopice fine de cel mai înalt ordin, care se menţine printr-un aport continuu de energie metabolocă „ de întreţinere”.

Configuraţia spaţială. Funcţie de particularităţile genetice ale organismului se constată că există o anumită aranjare spaţială a moleculelor şi a sistemelor coloidale macromoleculare. S-a demonstrat că între configuraţia spaţială a unei proteine şi activitatea sa biologică există o legătură strânsă; funcţia de enzimă, hormon, toxină etc. se datoreşte, în mare măsură, reliefului stereochimic al moleculei proteice, îndeosebi a centrilor activi din aceste molecule.

În mod similar se prezintă rolul configuraţiei externe asupra structurii spaţiale complexe a acizilor nucleici şi asupra funcţiilor îndeplinite în celulă.

2.3. Proprietăţile fiziologice ale materiei vii

Materia vie este alcătuită din aceleaşi elemente chimice ca şi materia moartă. Cu toate acestea, materia vie ca formă de existenţă a materiei superior organizate are unele proprietăţi specifice, care o deosebesc fundamental atât de materia nevie cât şi de materia moartă.

Substratul material în care se desfăşoară fenomenele vieţii la nivel celular este protoplasma. În protoplasmă sunt localizate toate fenomenele vitale, şi anume: metabolismul, creşterea, dezvoltarea, adaptarea etc.

Metabolismul. Este proprietatea fundamentală a materiei vii. El reprezintă totalitatea schimburilor de substanţe şi energie dintre materia vie şi mediul ambiant,

inclusiv lanțul transformărilor biochimice intermediare care se produc în materia vie celulară. Aceasta este funcția esențială a vieții. Odată cu încetarea metabolismului încetează şi viața.

Metabolismul cuprinde două laturi ale aceluiaşi proces, care acționează contradictoriu, dar se completează reciproc. Aceste laturi sunt: *anabolismul* sau asimilația şi *catabolismul* sau dezasimilația, care decurg simultan în celulă.

În asimilație se formează substanțe organice din substanțe anorganice, iar în dezasimilație, o parte din substanțele organice sunt degradate până la produşi de echilibru chimic, fenomen care se încheie cu eliberare de energie.

Dacă în cursul vegetației plantelor, raportul dintre asimilație şi dezasimilație se modifică în favoarea asimilației, creşterea plantei în grosime şi volum este asigurată. Acest fenomen stă la baza formării recoltelor agricole. Dacă dimpotrivă, modificarea se face în favoare dezasimilației, materialul organic acumulat în asimilație se consumă uneori în întregime.

În primele faze de vegetație, când plantele cresc, predomină anabolismul, plantele sintetizează şi acumulează intens substanță organică. După încetarea creşterii plantelor şi după ce plantele ajung la maturitate fiziologică, cele două laturi ale metabolismului se echilibrează. Spre sfârşitul perioadei de vegetație începe declinul fiziologic al plantei, ceea ce înseamnă preponderența catabolismului. Încetarea reacțiilor biochimice caracteristice uneia sau alteia din cele două laturi ale procesului de metabolism duce inevitabil la moartea celulei.

Procesul de metabolism este influențat de o serie de factori interni şi externi. Printre *factori interni* se numără activitatea enzimatică, prezența vitaminelor şi a hormonilor etc., iar printre *factorii externi* temperatura, lumina, CO_2, apa , oxigenul, sărurile minerale etc.

Creşterea. Este un fenomen fiziologic caracterizat prin sporirea greutății şi volumului plantei. La baza acestui fenomen se află procesul de înmulțire a celulelor şi de creştere a acestora prin extensie. Înmulțirea celulelor constituie rezultatul diviziunii celulare, iar acest proces este precedat de sporirea masei de citoplasmă. Creşterea conținutului protoplasmatic are la bază reacții de sinteză a substanțelor proteice. Creşterea este deci un fenomen complex, în care predomină asimilația sau anabolismul.

Dezvoltarea. Constituie o însuşire a materiei vii caracterizată prin transformări calitative intracelulare, fiziologice şi biochimice, în procesul evoluției de la celula – ou la maturitate. La sfârşitul lanțului de transformări calitative se produce saltul stadial ontogenetic, respectiv apar organele de reproducere. Dezvoltarea se desfăşoară paralel cu creşterea, în faze de creştere şi stadii de dezvoltare.

Adaptarea este proprietatea materiei vii de a modifica cerințele metabolice în corelație cu factorii noi de mediu.

Sensibilitatea şi excitabilitatea constă din capacitatea fiziologică a plantelor de percepere şi reacționare, vizibilă sau invizibilă, la acțiunea directă sau indirectă a unor excitanți, interni sau externi.

Procesul de excitabilitate prezintă mai multe faze, şi anume: perceperea excitantului la nivelul plasmalemei, transmisia la distanță a excitației prin plasmodesme, până la locul de reacție şi modificările intime la nivelul protoplasmei, respectiv intensificarea sau încetinirea activității fiziologice generale.

Mişcarea este caracteristică protoplasmei vii în stare de hidrosol şi se manifestă prin curenți citoplasmatici care pot fi văzuți la microscoapele obişnuite. Între mişcările

intracelulare, deplasarea cromozomilor pe fusul nuclear în timpul diviziunii celulare ocupă un loc important.

Îmbătrânirea se produce atunci când activitatea fiziologică se diminuează treptat, fenomen ce se caracterizează prin dominanța catabolismului asupra metabolismului, la nivel celular.

Îmbătrânirea apare odată cu viața, dar semnele de îmbătrânire devin mai evidente la celulele adulte din momentul în care uzura plasmei vii se reface tot mai greu, instalându-se un fenomen ireversibil de diminuare a proceselor de metabolism, de rezistență, de sensibiliate şi de regenerare. Nu toate celulele dintr-un organism sunt în aceeaşi stare de îmbătrânire. Într-o tulpină se pot găsi în acelaşi timp celule foarte tinere (în cambiu), celule tinere (în parenchim), celule mature (în liber), celule bătrâne (în sclerenchim) şi celule moarte (în lemn).

Moartea celulei survine atunci când activitatea metabolică încetează ireversibil. Ea se caracterizează prin fenomenul de citoliză, care presupune distrugerea completă a materiei vii, vacuolizarea, coagularea sau dezagregarea citoplasmei, care trece în final într-o stare amorfă sau mucilaginoasă.

Capitolul 3

REGIMUL DE APĂ AL PLANTELOR

Prin regimul de apă al plantelor se înțelege totalitatea proceselor de absorbție a apei de către plantă, circulația ei în plantă şi eliminarea în mediul extern. Între aspecte ale regimului de apă există o strânsă legătură. Un regim de apă normal asigură celulelor un grad mare de saturație cu apă şi chiar în condiții de atmosferă relative uscată celulele rămân în stare de turgescență. În condiții de secetă, plantele pierd cantități mari de apă, pe care nu le mai pot înlocui. Acest regim de apă deficitar are urmări nefavorabile asupra activității vitale, iar dacă este de durată duce la moartea plantelor. Pierderi de recoltă au loc şi în cazul în care dezechilibrul regimului de apă este temporar.

Măsurile agrotehnice, îndeosebi irigațiile şi creare de soiuri rezistente la secetă, au ca scop principal asigurarea unui regim de apă favorabil plantelor de cultură, care astfel să dea producții mari şi constante.

3.1. Rolul apei în viața plantelor

Regimul de apă al plantelor este unul dintre factorii determinanți ai desfăşurării normale a întregului metabolism vegetal, având în acest fel un rol fiziologic deosebit.

Apa are cea mai mare *căldură specifică*, comparativ, cu alte lichide. În acest fel, căldura latentă pentru topirea unui gram de gheață este de 80 de calorii, căldura de evaporare a unui gram de apă este de 536 calorii, iar pentru ridicarea temperaturii apei cu un grad C este nevoie de un număr de calorii mult mai mare decât în cazul altor lichide sau solide. Apa este astfel un factor important de stabilitate a temperaturii corpului plantelor (termoregulator).

Conductibilitatea calorică a apei este mai mare decât a tuturor lichidelor. Această însuşire a apei este de mare importanță, deoarece ajută la uniformizarea temperaturii corpului.

La suprafața apei se manifestă fenomenul de *tensiune superficială*. Moleculele de la suprafață sunt mai strânse, se atrag mai puternic, creând asfel o rezervă de energie care duce la apariția fenomenelor de absorbție, cu rol în procesele biochimice.

Lumina trece uşor prin apă, în special radiațiile vizibile, până la 10-12m adâncime, asigurându-se în acest fel fotosinteza plantelor acvatice, care realizează 90% din întreaga producție vegetală a globului terestru.

Moleculele de apă sunt *bipoli*, având un rol pozitiv şi unul negativ, însuşire importantă în procesul de hidratare a substanțelor. Datorită polarității, între moleculele de apă există o coeziune foarte mare. Această coeziune determină *punctul de fierbere* ridicat al apei, în comparație cu alte lichide şi este un factor hotărâtor în circulația apei prin vasele lemnoase. Datorită polarității, particulele coloidale sunt acoperite de un strat de apă.

Apa este un element al structurii protoplasmei, fixându-se electrostatic între catenele lungi de polipeptide, creând astfel structuri foarte labile.

Apa este un element de bază în fenomenul de osmoză şi concură la realizarea *stării de turgescență*, care favorizează procesele biofizice la nivel celular. Mişcările stomatelor sunt o consecință a modificări cu exces de apă vegetează plantele hidrofile, în cele cu umiditate potrivită, plantele mezofile, iar în cele cu umiditatea scăzută, plantele xerofile.

3.2. Conținutul de apă al plantelor

Conținutul de apă al tuturor organismelor vii este foarte ridicat, apa fiind componentul mineral predominant, comparativ cu celelalte substanțe. Cantitatea de apă din plante se determină cântărindu-le, inițial în stare proaspătă, apoi în stare uscată la temperatură de 105^0C, diferență dintre acestea reprezentând cantitatea de apă. Conținutul de apă este variabil cu specia de plantă, cu vârsta, cu organul sau chiar țesutul.

Algele conțin cantitățile cele mai mari de apă (94-98%). La plantele superioare, fructele cărnoase (tomate, castraveți) conțin în jur de 95% apă. Cantități însemnate se găsesc şi în organele vegetative de rezervă (rădăcini, tuberculi), care conțin peste 85% apă, iar frunzele în jur de 80-85%. Cantități mici de apă se găsesc în semințele uscate (12-14%), precum şi în muşchii şi lichenii uscați la aer (5-7%). În țesuturile cu activitate vitală intensă, cum sunt meristemele, parenchimurile, vasele liberiene, apa se află în cantitate mai mare decât în țesuturile mecanice de susținere.

Conținutul de apă al plantelor sau organelor vegetale variază în cursul zilei în funcție de evoluția factorilor climatici. În cursul verii, pe timp senin, cu suficientă umiditate în sol, în decurs de 24 ore frunzele au conținutul maxim de apă în a doua jumătate a nopții, iar conținutul minim în cursul după amiezii. Aceeaşi fluctuație a conținutului de apă se înregistrează atât în cazul rădăcinii, cât şi a tulpinii, cu mențiunea că valorile maxime şi minime apar ceva mai târziu decât la frunze.

În afară de aceste fluctuații diurne, se mai semnalează şi variații anuale în conținutul de apă. Conținutul maxim de apă se înregistrează în timpul primăverii şi începutul verii, după care urmează o scădere evidentă în cursul lunilor iulie şi august, datorită secetei atmosferice. În septembrie octombrie apare o uşoară creştere, ca apoi în timpul iernii, când plantele se află în stare de repaus, conținutul de apă să fie minim în toate organele (fig. 19).

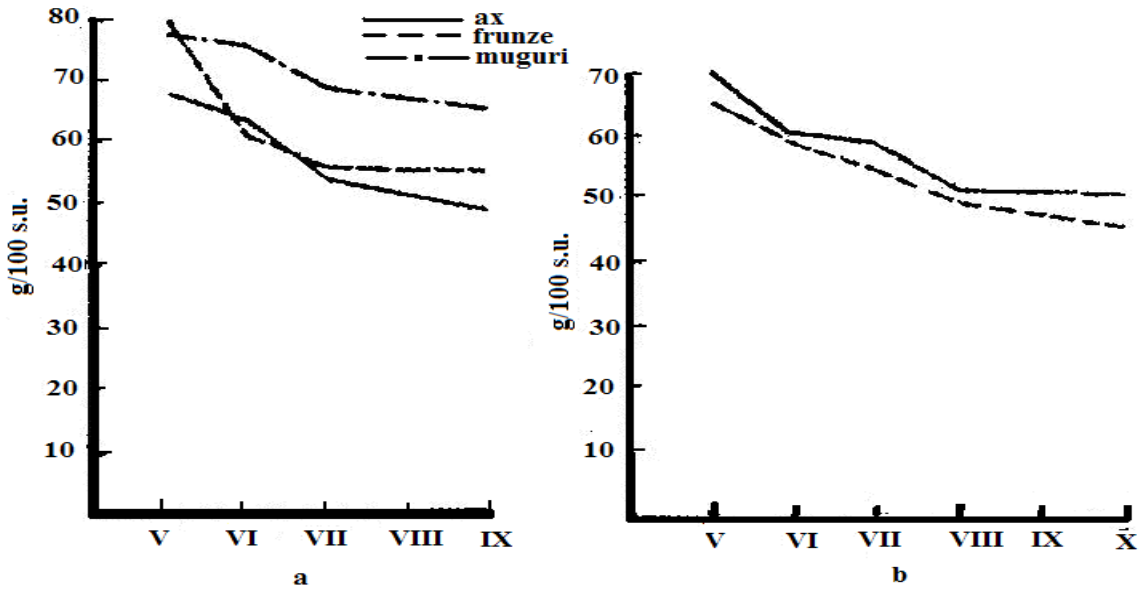


Figura nr. 19 - Modificarea conținutului de apă în lăstarul vegetativ în timpul creşterii: a) păr; b) gutui (din Doina Toma, 1998)

Conținutul de apă în plantă variază şi cu vârsta, frunzele tinere având un conținut de apă mai ridicat decât cele bătrâne datorită reducerii treptate a capacității de hidratare a protoplasmei concomitent cu vârsta (tab.1).

Tabel nr.1.

Conținutul de apă în diferite organe ale plantelor (după Doina Toma, 1998)

Organul	Specia	Conținutul de apă (%)
Fructe	Tomate	94-95
	Castraveți	94-95
Frunze	Salată	94-95
	Varză	92-93
	Ceapă	94-95
Rădăcini tuberizate	Morcov	87-91
	Ridiche	92-93
Tuberculi	Cartof	74-80
Tulpini lemnoase	Arbori	40-45
Cariopse	Cereale	12-14

La plantele de cultură există o limită critică pentru deshidratare, circa 35% sub care toate funcțiile vitale sunt reduse la minimum.

Plantele de uscat sunt supuse permanent unei acțiuni de deshidratare din partea atmosferei. Dacă atmosfera are o umiditate relativă de 70-80, forța ei de deshidratare este de sute de atmosfere, iar dacă ajunge la 50%, deshidratarea se face cu o forță de peste 1000 de atmosfere.

Pentru ca plantele să poată supraviețui, ele trebuie să găsească mijloacele de a compensa acțiunea de deshidratare. În acest fel toate măsurile agrotehnice, ca: irigații,

menţinerea zăpezii, perdelele de protecţie, soiuri rezistente etc., au ca scop asigurarea unui conţinut normal de apă în plante de peste 80%.

În decursul evoluţiei plantelor s-au format mijloace anatomo-morfologice şi fiziologice de apărare împotriva unei deshidratări excesive.

La plantele xerofile (*Cactaceae*), adaptările sunt deosebit de pronunţate, prin elaborarea unui sistem de apărare, format din ţesuturi de protecţie (cuticulă, suber) şi prin sisteme de reglare a transpiraţiei cu ajutorul stomatelor.

Înlocuirea apei pierdute se realizează prin dezvoltarea unui sistem radicular cu o mare suprafaţă de absorbţie şi prin sistemul de conducere a apei în plantă, care asigură un curent de apă cu o viteză suficientă. Aceste trei sisteme de adaptare (radicular, de conducere şi de protecţie) sunt cu atât mai dezvoltate cu cât plantele respective se găsesc în condiţii mai grele de aprovizionare cu apă.

Cantitatea de apă absorbită şi consumată de plantă este mult mai mare decât cantitatea necesară pentru reacţiile chimice în care participă apa şi pentru menţinerea stării de turgescenţă a celulelor.

Vara într-o zi călduroasă, planta consumă mai multă apă decât conţine întreaga plantă. În corpul plantei se reţine o cantitate foarte mică de apă, şi anume din 1000 de părţi de apă numai 1,5-2 părţi sunt folositoare în sinteza substanţelor organice, iar restul apei este eliminată în atmosferă.

3.3. Stările şi formele apei din plante

Apa din corpul plantelor superioare se găseşte, în general, sub două stări: lichidă şi gazoasă, iar în timpul iernii o putem găsi sub formă solidă, sub formă de gheaţă. Apa în stare lichidă se întâlneşte în toate organele plantei, ca o componentă de bază. În stare gazoasă, sub formă de vapori, apa există în spaţiile intercelulare şi în toate spaţiile aerifere ale ţesuturilor. Ea provine din evaporarea apei ce îmbibă pereţii celulari din ţesuturi. Sub formă de vapori este eliminată prin transpiraţie şi mai intens prin osteolele stomatelor.

Apa lichidă intră în cantităţi mari în compoziţia tutror celulelor, ea constituind un mediu intern continuu, ce face legătura între diferitele organe şi ţesuturi ale plantei.

În constituţia corpului plantei apa lichidă se găseşte sub două forme: apa liberă şi apa legată. Prezenţa acestor forme de apă în citoplasmă asigură dispersia micelilor coloizilor plasmatici, precum şi dizolvarea unor substanţe organice şi minerale.

Apa liberă reţinută slab în corpul plantei. Ea se găseşte la nivelul membranelor celulare scheletice, în vacuole, în citoplasmă şi în vasele conducătoare şi nu intră în peliculele apei de hidratare a micelelor coloidale. Fiind slab legată, apa liberă circulă foarte uşor, atât în interiorul celulei, cât şi de la o celulă la alta, asigurând starea de turgescenţă a celulelor. Ea constituie mediul în care au loc procesele biochimice, participând în mod direct la desfăşurarea acestora.

Temperaturile scăzute până la 10^0C produc îngheţarea apei libere, de aceea plantele cu un conţinut mare de apă liberă sunt puţin rezistente la temperaturi scăzute. Apa liberă poate fi extrasă prin presare din corpul plantelor şi este înlocuită continuu prin mecanismul transpiraţie-absorbţie.

Apa legată este reținută în plante cu forțe mari. Această apă, fiind formată din molecule imobile, lipsite de posibilitatea de a difuza, deci şi de proprietatea de evaporare, este greu pierdută de către celule, deci nu poate fi extrasă prin presare. Forțele de adsorbție şi de absorbție care o rețin provin de la coloizii hidrofili ai citoplasmei, care manifestă proprietatea de hidratare.

Apa legată îngheață la temperaturi mai scăzute de -10^0C. Ea nu circulă în celulă sau în plantă, nu ia parte la procesele biochimice şi nici la dizolvarea substanțelor organice sau anorganice. Datorită proprietăților de solvent, apa legată nu ia parte la transformarea şi circulația substanțelor în corpul plantelor.

În condiții nefavorabile de mediu, când activitatea vitală a plantelor se reduce mult, cantitatea de apă liberă scade, iar cea a apei legate creşte, ceea ce determină o rezistență mai mare a plantelor.

Din punct de vedere cantitativ, raportul dintre cele două forme de apă este în toate cazurile în favoarea apei libere. Astfel, în timpul verii cantitatea de apă liberă este foarte mare în condițiile aprovizionării normale cu apă. Pe timp de secetă, ca şi în timpul iernii, în corpul plantelor erbacee predomină tot apa liberă, dar diferență cantitativă dintre aceasta şi apa legată este mult mai mică.

Ea este formată din: apa de hidratare (de adsorbție), apa de capilaritate şi apa de imbibiție.

Apa gazoasă este apa care se elimină în procesul de transpirație sub formă de vapori în spațiile intercelulare şi prin osteolele stomatelor.

Apa solidă există în stare cristalină şi amorfă. La temperatura azotului lichid, apa trece în stare amorfă, care asigură înghețarea şi dezghețarea organismului fără deteriorarea structurilor. După înghețarea organismelor, apa trece în stare cristalină, când structura protoplasmei se deteriorează şi organismele pier.î

3.4. Absorbția apei de către plante

Procesul de absorbție are loc atât la plantele inferioare, cât şi la cele superioare. Pentru absorbția apei nu toate plantele dispun de organe specializate, existând în acest fel o mare variabilitate. Plantele submerse absorb apa pe întreaga suprafață. Fanerogamele submerse au unele adaptări privind absorbția apei prin întreaga suprafață a corpului, lipsindu-le cuticula şi suberul. Acestea au frunze foarte subțiri şi rădăcini reduse, lipsite de perişori absorbanți (*Elodea*).

3.4.1. Absorbția radiculară a apei

Plantele supraterestre au organe specializate pentru absorbția apei. La muşchii aerieni absorbția are loc prin rizoizi. La cormofitele superioare organul specializat pentru absorbția apei şi sărurilor minerale este rădăcina, care mai îndeplineşte şi rolul de a fixa planta în sol.

Importanța rădăcinii în aprovizionarea cu apă este demonstrată de faptul că la germinarea semințelor, rădăcina este organul care apare înaintea tulpinii şi frunzelor, deoarece plantulele tinere duc lipsă mai ales de apă, având în endosperm suficiente rezerve de substanțe organice şi săruri minerale.

Rădăcina, ca organ de absorbţie şi aprovizionare a plantei cu apă, a apărut şi s-a specializat funcţional în procesul filogenetic de adaptare a plantelor la condiţiile şi modul de viaţă terestru.

Rădăcinile plantelor cresc normal dacă solul este umed, iar umiditatea aerului dintre particulele solului este aproape de 100% (fig. 20).

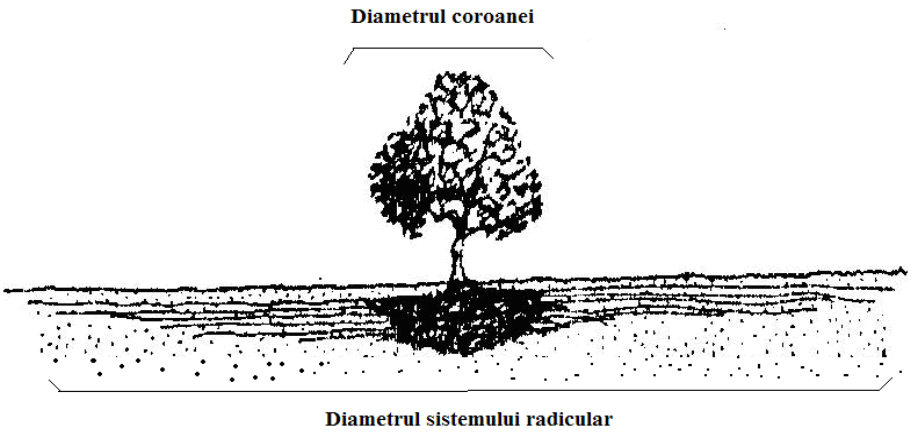


Figura nr. 20 - Diametrul sistemului radicular raportat la diametrul coroanei unui pom izolat în câmp deschis (d. Ward, 1959)

În consecinţă, forţa de reţinere a apei de către un sol bogat în apă este minimă. Spre deosebire de rădăcini, care se află într-un mediu puternic hidratat, frunzele cresc în atmosferă, a cărei umiditate este, în general, scăzută, de circa 50-80% şi care absorb vaporii de apă cu forţe foarte mari, de peste 1000 de atmosfere; în consecinţă, transpiraţia nu poate fi evitată.

Plantele aeriene s-au adaptat acestei situaţii, la ele dezvoltându-se un sistem radicular puternic capabil să absoarbă un volum mare de apă.

Astfel, rădăcinile de floarea-soarelui absorb apa dintr-un volum de sol de aproximativ $1m^3$; la un măr de 18 ani rădăcinile ajung până la adâncimea de 10m, ramificându-se într-un volum foarte mare de sol. Rădăcinile lucernei şi ale viţei de vie pătrund foarte adânc în sol. Rădăcinile plantelor de grâu pătrund în sol, de obicei, până la 1-2m, dar în cazul în care solul este mai afânat ele pot ajunge până la 5m. Rădăcinile plantelor heliofile, care au transpiraţia mai intensă, pătrund mai adânc în sol decât rădăcinile plantelor ombrofile, la care transpiraţia este mai scăzută. Cu cât sistemul radicular este mai ramificat, cu atât acesta va explora un volum mai mare de sol (fig. 21).

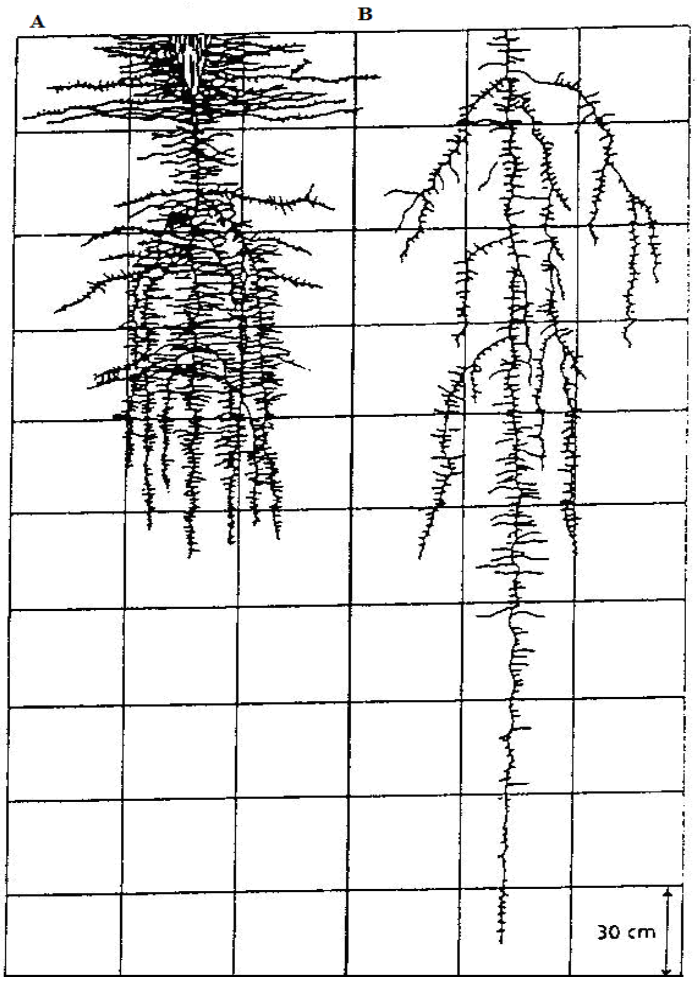


Figura nr. 21 - Particularităţi în răspândirea pe verticală a rădăcinilor de *Beta vulgaris* (A) şi *Medicago sativa* (B) (d. Taiz, 1998)

La plantele din regiunile umede, rădăcina reprezintă doar 10% din corpul plantei, pe când la cele adaptate la zone secetoase rădăcina ajunge până la 90% din corpul plantei. La plantele mezofile, raportul dintre partea aeriană şi rădăcină este aproximativ egal. Suprafaţa de contact a rădăcinilor cu soluţia solului este mult mărită prin ramificaţiile fine ce se formează permanent şi prin numărul extrem de mare al perişorilor absorbanţi (fig. 22).

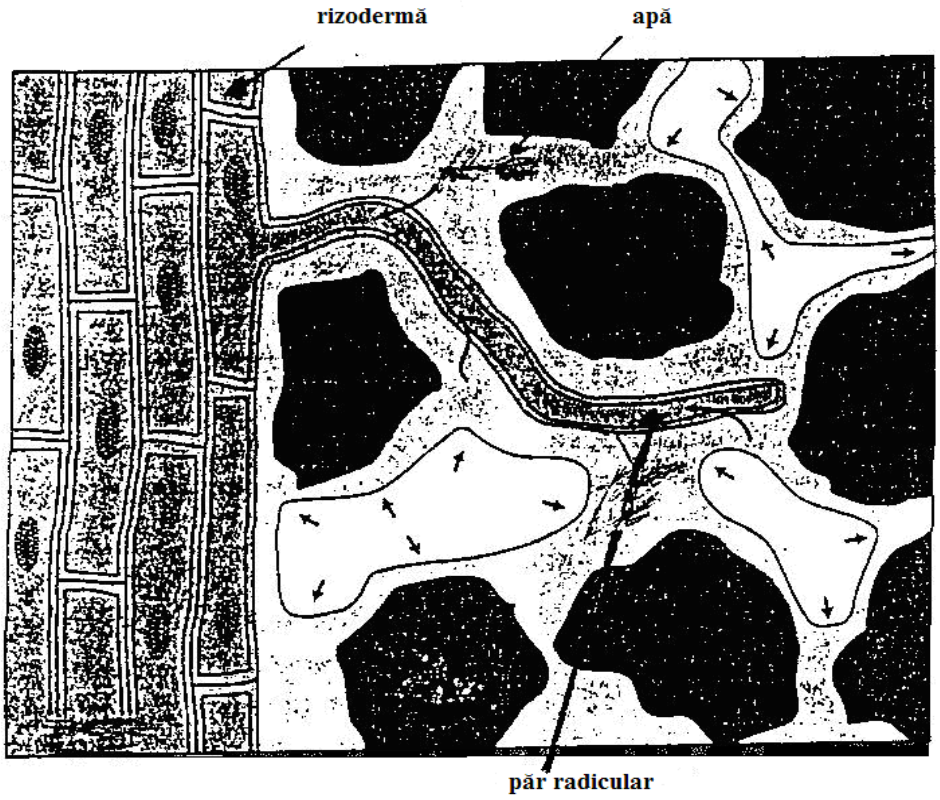


Figura nr. 22 - Pătrunderea perişorilor absorbanţi printre particulele solului (d. Taiz, 1998)

Perii absorbanţi se formează prin modificarea morfologică, anatomică şi funcţională a unor celule ale rizodermei, luând o formă alungită, cilindrică. În perişorul absorbant citoplasma şi nucleul se găsesc la vârf, unde are loc creşterea în lungime a acestuia. La exterior există o membrană de natură pectică; care aderă la particulele solului, uşurând astfel absorbţia. Pereţii săi celulari sunt foarte subţiri, lipsiţi de cuticulă, şi deci, foarte permeabili pentru apă. Ei conţin în loc de celuloză, caloză şi substanţe pectice care, prin gelificare, realizează un contact intim cu particulele solului. Prin numărul lor foarte mare perişorii absorbanţi măresc mult suprafaţa rădăcinii (la mazăre de 12 ori). Ei au o viaţă scurtă, între 3-10 zile; uneori au o viaţă mai lungă (la grâul de toamnă- 10 săptămâni).

Funcţie de variaţiile din conţinutul de apei din sol, plantele s-au adaptat, prin dezvoltarea unui sistem radicular foarte puternic şi dinamic. Astfel la grâu, suprafaţa totală a rădăcinii este de 130 ori mai mare decât cea a părţii aeriene. O plantă de *Malus baccata,* în vârstă de 1 an, are 45000 de rădăcini. La secară s-a găsit o lungime totală a rădăcinilor de 600 km, cu o suprafaţă de 225 m^2, perii radiculari au o lungime de 10000 km, cu o suprafaţă de 400 m^2, iar partea aeriană a plantei este de numai 4,5 m^2. creşterea zilnică a rădăcinii a fost de 5 km, iar a perilor radiculari de 80 km.

La unele plante, în locul perilor absorbanţi se fixează hifele unor ciuperci simbiotice, îndeplinind funcţia de absorbţie a apei şi sărurilor minerale. Aceste ciuperci trăiesc în simbioză cu rădăcinile plantelor după un tip de relaţii trofice directe numit *micoriză*. Hifele miceliene pătrund sau nu în rădăcină, în funcţie de aceasta deosebindu-se micoriza ectotrofă, endotrofă şi ectoendotrofă. Miceliile acestor ciuperci

au o viață mult mai lungă decât a perişorilor absorbanți, trăind cel puțin o perioadă de vegetație.

Relația dintre absorbția apei prin rădăcini şi umiditatea solului nu trebuie privită în mod unilateral, ci într-un complex de factori, dintre care un rol important îl au: răspândirea în sol a terminațiilor absorbante active ale rădăcinii, gradul de ramificare laterală şi de pătrundere a rădăcinilor în adâncimea solului, aerația, temperatura şi fertilizarea solului. Într-un sol structurat, bine aerat şi cu o umiditate suficientă, rădăcinile cresc mult mai bine. Lucrările agrotehnice (arat, grăpat, praşile etc.) asigură condiții optime pentru creşterea sistemului radicular.

3.4.2. Apa din sol şi forțele care o rețin

Cantitatea de apă absorbită de plante depinde nu numai de volumul sistemului radicular ci şi de cantitatea de apă din sol şi forța cu care solul reține apa. Forțele de reținere a apei de către particulele solului depind, în primul rând, de presiunea osmotică a soluției solului.

În sol apa se găseşte sub mai multe forme: apă de constituție (legată chimic), apă higroscopică, peliculară, capilară şi gravitațională.

Aceste forme ale apei sunt reținute cu forțe de valori diferite, mărimea acestora fiind determinată de însuşirile fizice şi chimice ale solului. Dintre formele apei din sol, accesibile pentru plantă sunt: apa gravitațională, apa capilară şi o mică parte din apa peliculară, iar apa legată chimic şi apa higroscopică sunt inaccesibile.

Apa de constituție sau legată chimic intră în compoziția moleculelor organice sau anorganice din particula de sol ca apă de cristalizare (de exemplu, $CuSO_4 + 5H_2O$). Aceasta nu poate fi utilizată de către plantă.

Apa higroscopică formează un înveliş monomolecular la suprafața particulelor solului, fiind reținută cu forțe foarte mari, până la 100 atmosfere. Aceasta nu poate fi folosită de plantă, iar la suprafața particulelor poate fi îndepărtată numai prin uscare la 105^0C

Apa peliculară formează straturi succesive de apă la suprafața particulelor solului şi este reținută cu forțe diferite. Straturile mai apropiate de pelicula de apă higroscopică vor fi reținute cu forțe mai mari (30-50 atmosfere), iar din straturile periferice cu forțe între 0,5 şi 30 atmosfere. Plantele pot absorbi numai o parte din apa peliculară, anume aceea din straturile periferice, cu excepția unor specii halofile care absorb apa şi din straturile mai profunde.

Apa capilară este mobilă, circulă ascendent, fiind reținută în sol cu forțe mai mici de o atmosferă. Este uşor absorbită de plante, constituind forma de bază în aprovizionarea cu apă a plantelor.

Apa gravitațională se află în spațiile largi dintre particulele solului în urma ploilor abundente şi a irigației. Este foarte mobilă, circulă descendent sub influența forței gravitaționale, fiind accesibilă pentru plante. Când solul este bine aprovizionat cu apă, apa capilară se deplasează spre zona piliferă a rădăcinii. Concomitent cu scăderea cantității apei din sol, se micşorează viteza de deplasare a apei printre particulele solului. În aceste condiții, de o importanță majoră este viteza de creştere a rădăcinilor spre solul mai umed.

3.4.3. Mecanismul de absorbție radiculară a apei

În condiții naturale, la plantele cu rădăcini, apa pătrunde în perişorii absorbanți şi, într-o măsură mult mai mică, în alte celule ale epidermei rădăcinii. Această pătrundere a apei are loc datorită unui deficit al presiunii de difuzie (forța de sucțiune). Dacă forța osmotică a citoplasmei celulelor radiculare se menține mai mare decât cea a soluției solului, apa va putea pătrunde în celule. O creştere a concentrației sucului celular şi o scădere a presiunii de turgescență va mări forța de sucțiune a celulelor, în consecință va intensifica absorbția apei. De aici se desprinde concluzia că cea mai mare parte a absorbției apei are loc prin intermediul mecanismelor osmotice.

Principala cale de pătrundere a apei în plante este prin *absorbție pasivă* . Într-o plantă supusă la o transpirație intensă, traheele şi traheidele xilemului se află, în general, într-o stare de tensiune negativă sau presiune redusă, astfel că intensitatea transpirației va preceda întotdeauna viteza de absorbție. Acest tip de absorbție a apei este rezultatul activităților organelor aeriene, în special a sistemului foliar, prin procesul de transpirație. Astfel, în frunze creşte foarte mult forța de sucțiune. Acest deficit de apă, care măreşte forța de sucțiune, se transmite din mezofil prin nervurile frunzelor pe tot traiectul vaselor lemnoase din tulpină şi rădăcini, până la nivelul perişorilor absorbanți, care vor ,,aspira" apa din soluția solului. În acest caz, rolul principal în absorbția pasivă a apei revine transpirația frunzelor, activitatea metabolică a rădăcinilor contribuind în mică măsură la absorbție.

Spre deosebire de absorbția pasivă, absorbția activă a apei nu depinde de procesul de transpirație, ci este realizată de către rădăcină, cu ajutorul energiei metabolice proprii. Absorbția activă poate avea loc prin mecanisme osmotice sau neosmotice. Absorbția apei prin intermediul mecanismelor osmotice nu necesită energie. Apa pătrunsă în rădăcină va circula datorită unui gradient crescut al presiunii osmotice. În acest fel se constată că valoare forței de sugere creşte de la perişorul absorbant până la celulele din endoderm, deci treceera apei se explică prin fenomene osmotice. În endoderm, însă, forța de sucțiune are valori mai mici, datorită acumulării unor cantități mari de amidon, osmotic inactiv (fig. 23).

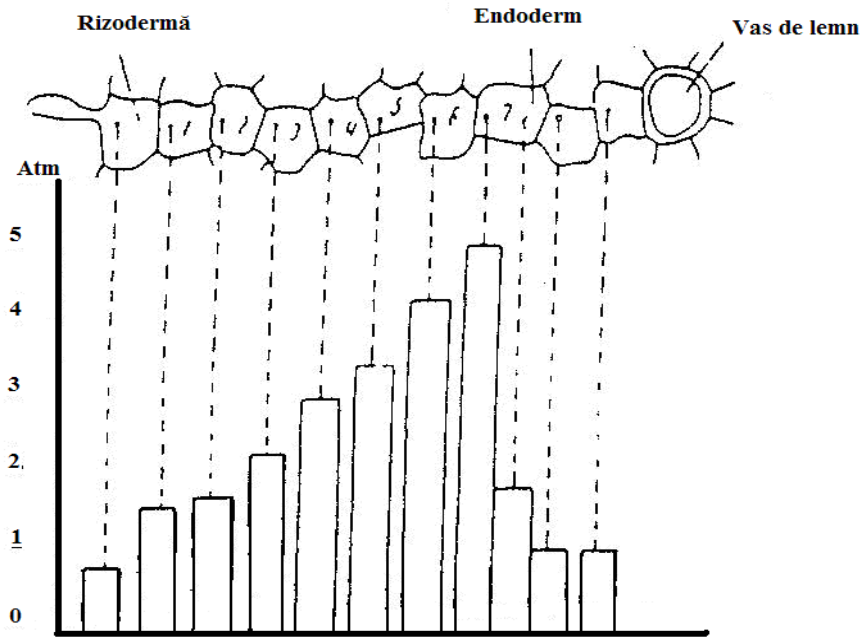


Figura nr. 23 - Creşterea forţei de sucţiune celulară de la perişorul absorbant până la ultimul strat de cortex şi scăderea bruscă a nivelului endodermului (d. C. Milică, 1982)

Cu toate acestea, apa trece şi prin aceste celule, ajungând la vasele conducătoare lemnoase, prin care va circula până la frunză.

În cazul absorbţiei active a apei, planta consumă energie pentru realizarea procesului de acumulare de săruri, în vederea creşterii presiunii osmotice. Conţinutul în săruri al celulelor din interiorul rădăcinii este mult mai mare decât cel al straturilor exterioare. Sărurile minerale nu pot difuza decât spre interior, din celulă în celulă, până în vasele lemnoase. Difuzia lor spre exterior este împiedicată de benzile (centurile) lui Caspary, care sunt impermeabile.

Este posibil să existe şi un mecanism neosmotic de absorbţie activă a apei. În acest caz, apa pătrunde încet, împotriva gradientului de concentraţie, datorită energiei metabolice.

3.4.4. Factorii care afectează absorbţia apei

Absorbţia radiculară a apei este influenţată de diferiţi factori legaţi de sol cum sunt: temperatura, presiunea osmotică a soluţiei solului, aerarea şi cantitatea de apă din sol. La fel, unele caracteristici ale atmosferei (umiditatea relativă) pot influenţa absorbţia.

Temperatura solului. Are o influenţă profundă asupra vitezei de absorbţie a apei. Influenţa inhibitoare a temperaturilor joase asupra apei acţionează în diverse moduri. Apa devine vâscoasă la temperaturi joase, reducându-se astfel mobilitatea ei. Protoplasma este mai puţin fluidă şi permeabilă, iar vâscozitatea celulelor absorbante creşte, pe când capacitatea de îmbibiţie a coloizilor plasmatici scade. Efectul combinat al acestor factori provoacă o reducere a absorbţiei apei la temperaturi joase, ceea ce încetineşte ritmul de creştere a rădăcinilor.

Efectul inhibitor al temperaturilor joase asupra absorbţie apei se poate demonstra uşor, dacă la suprafaţa solului din ghiveci se pune un strat de gheaţă şi dacă atmosfera este favorabilă transpiraţiei, astfel în decurs de câteva ore planta se va ofili.

Temperatura minimă pentru absorbţia apei este în jur de 0^0C (la conopidă, varză, cartof etc.). Concomitent cu creşterea temperaturii se intensifică şi absorbţia apei, intervalul de temperatură optimă fiind între 20 şi 32^0C, când se constată intensitatea maximă a absorbţiei. La temperaturi de peste 40-45^0C, limita maximă pentru multe specii, absorbţia apei încetează, fiind afectată starea fizică şi funcţională a protoplasmei.

Lumina. Influenţează în mod indirect absorbţia apei, asigurând prin fotosinteză substratul respirator în vederea eliberării energiei necesare celulelor absorbante. La lumină stomatele sunt deschise, iar transpiraţia este mai intensă, stimulând astfel absorbţia pasivă a apei.

Concentraţia soluţiei solului. Se ştie că apa este absorbită datorită diferenţei de presiune osmotică a soluţiei solului şi presiunea osmotică a sucului celulelor absorbante. Dacă presiunea osmotică a soluţiei solului este mai mare decât a protoplasmei celulelor radiculare, apa va fi extrasă din plantă (exosmoză) în loc să fie absorbită (endosmoză).

Unele plante, cum sunt halofitele, au o mare toleranţă faţă de concentraţiile saline mari ale soluţiei solului; presiunea osmotică a celulelor acestor plante este mult mai ridicată decât la alte tipuri de plante.

Apa este absorbită intens când sucul vacuolar este hipertonic, faţă de soluţia solului. În general, concentraţia soluţiei solului este de 0,5-1,5g săruri/litru. În condiţii de secetă sau de aplicare excesivă a îngrăşămintelor chimice, soluţia solului devine mai concentrată, iar absorbţia apei este mai dificilă.

Majoritatea plantelor necesită o soluţie a solului cu pH neutru. Modificarea acestuia influenţează absorbţia apei, acţionând asupra permeabilităţii membranelor celulare asupra creşterii rădăcinilor. La unele specii de plante, valoarea pH optim pentru absorbţie este diferită. La cartof pH optim este de 5, la trifoi 6, la grâu între 6-7 iar la lucernă între 7-8.

Aeraţia solului. După o aversă puternică de ploaie, un câmp de tutun cu solul îmbibat cu apă va prezenta simptome de ofilire avansată a frunzelor, dacă va fi supus imediat la o insolaţie puternică. Această ofilire a frunzelor este provocată de o întârziere a absorbţiei apei, ca rezultat al inundării cu apă a spaţiilor libere din sol, care, de obicei, sunt ocupate de aer, ceea ce va provoca o aerare şi o oxigenare insuficientă a rădăcinilor. În asemenea condiţii, o aeraţie deficitară are un efect limitat asupra absorbţiei active a apei. Scăderea metabolismului rădăcinii, iar o dată cu el a capacităţii de absorbţie şi de acumulare a sărurilor, afectează capacitatea de absorbţie a apei de către rădăcini.

Acumularea de CO_2, în sol are un efect inhibitor mai mare asupra absorbţiei apei decât diminuarea concentraţiei de oxigen. Sporirea cantităţii de CO_2 măreşte vâscozitatea protoplasmei şi scade permeabilitatea, două fenomene care frânează absorbţia apei.

În lipsa oxigenului încetează creşterea rădăcinilor şi formarea perilor absorbanţi, având ca urmare scăderea absorbţiei apei. Când concentraţia oxigenului din sol scade sub 5%, respiraţia aerobă va fi înlocuită de respiraţia anaerobă, caracterizată printr-un slab randament energetic. În aceste condiţii în sol se acumulează CO_2, care în concentraţii de

peste 10% are o acțiune toxică asupra celulelor rădăcinii. Se crează un dezechilibru între transpirația foarte intensă şi absorbția redusă, ducând la moartea plantei.

Unele specii de plante (*Juncus*, *Carex*, *Typha*, *Oryza*) sunt adaptate la excesul de umiditate, având în corpul plantei un țesut arenchim, care conduce oxigenul de la frunză, prin tulpină, până la rădăcini.

Inundațiile au efecte negative asupra activității fiziologice a plantelor. Rezistența plantelor la aceste condiții variază cu specia, vârsta plantei, lumina şi mai ales temperatura. La temperaturi scăzute plantele pot rezista timp mai îndelungat. Durata maximă de rezistență este de 1-3 zile pentru curcubitacee, 4-6 zile la fasole şi cartof, şi 8-10 zile la grâu şi porumb.

Unele substanțe toxice, ca alcoolul etilic, cloroformul, acizii etc., în concentrații mari înhibă absorbția, acționând în special asupra respirației şi a creşterii rădăcinilor.

Disponibilitatea apei în sol. Nu toată apa din sol poate fi absorbită de plantă. Pe măsură ce solul din imediata apropiere a sistemului radicular va fi lipsit de rezerva de apă, absorbția apei de către plante se reduce.

Unele studii asupra relației plantă-apă din sol se ocupă de conceptele despre „capacitatea de câmp", „coeficientul de ofilire" şi „tensiunea totală a apei din sol". Kramer a definit *capacitatea de câmp* ca fiind conținutul în apă a unui sol după ce a fost saturat cu apă şi apoi lăsat să se scurgă până când încetează circulația capilară a apei.

Coeficientul de ofilire este reprezentat de procentul de apă ce se află în sol în momentul în care frunzele prezintă simptome de ofilire şi nu pot reface turgescența chiar dacă sunt puse într-o atmosferă saturată.

Prin termenul de *tensiune a apei din sol* se înțeleg forțele gravitaționale şi hidrostatice care rețin apa din sol. Atât capacitatea de câmp cât şi coeficientul de ofilire sunt specifice în funcție de tipul de sol. De exemplu, argila are o capacitate de câmp şi un coeficient de ofilire mult mai mare decât nisipul.

Coeficientul de ofilire permanentă este în funcție şi de factorii osmotici ai plantei. O frunză mezofitică are o presiune osmotică mai mică de 20 de atmosfere, pe când presiunea osmotică la o frunză halofitică poate avea peste 100 de atmosfere. Această diferență mare de presiune osmotică se explică prin capacitatea diferită a plantelor de a absorbi apa din sol. Cu alte cuvinte, coeficientul de ofilire depinde de capacitatea pe care o are planta de a absorbi apa din sol şi nu depinde numai de conținutul de apă din sol. Dacă solul se va usca câte puțin în fiecare zi (secetă pedologică de durată), atunci presiunea osmotică a solului şi forța de sucțiune a plantei vor creşte progresiv. În acest moment recuperarea turgescenței este imposibilă şi se ajunge la coeficientul de ofilire.

Putem deci defini coeficientul de ofilire ca fiind conținutul în apă al solului când forța de sucțiune a plantelor şi tensiunea toatală a apei din sol sunt în echilibru, iar presiunea de turgescență a frunzelor are valoarea zero.

3.4.5. Particularități ale sistemului radicular care influențează absorbția apei

Dacă ținem cont că sistemul radicular poate fi diferit ca structură şi ca extindere în sol, se înțelege că şi capacitatea de absorbție a apei va fi diferită, în funcție de plantă. Unele sisteme radiculare pătrund adânc în sol, pe când altele formează o rețea densă de ramificații superficiale.

Într-un sistem radicular în creştere există un mare număr de zone terminale a radicelelor, cu perişori care asigură absorbția. În țesuturile rădăcinilor mai puțin tinere are

loc o îngroşare secundară şi se formează un strat de suber care micşorează permeabilitatea rădăcinii şi reduce absorbția apei. Se pare că există trei puncte pe unde apa pătrunde în rădăcinile suberificate: lenticele, fisurile de lângă ramificațiile rădăcinii şi prin răni.

Dintre factorii interni care contribuie la absorbția apei, amintim transpirația, respirația şi starea fitosanitară a plantei.

3.4.6. Absorbția apei prin organele aeriene ale plantei

Unele talofite, cum sunt algele şi lichenii, care cresc pe stânci şi pe scoarța copacilor, au capacitatea de a absorbi apa din picăturile de ploaie sau rouă. Aceste plante, în funcție de gradul de aprovizionare cu apă, pot fi în stare de viață activă sau de repaus. La cele mai multe cormofite aeriene unele organe, ca: tulpini, ramuri tinere, muguri şi mai ales frunzele sunt capabile de a absorbi apa atât sub formă lichidă, cât şi sub formă de vapori. Această absorbție se face pe o scară mult mai redusă decât absorbția radiculară, ea reprezentând doar 5-10% din cantitatea de apă necesară.

Absorbția prin organele aeriene are importanță mai ales în perioadele mai secetoase ale anului, când absorbția picăturilor de rouă contribuie la micşorarea deficitului hidric al frunzelor.

Experimental s-a constatat că frunzele ce au cuticula subțire, cum sunt cele de grâu, orz, fasole, viță de vie, tomate, cartof etc. absorb cantități mai mari de apă decât frunzele unor esențe lemnoase, cu o cuticulă mai groasă, cum sunt cele de tei, stejar şi fag etc.

Frunzele tinere, având cuticula subțire, absorb apa mai repede decât frunzele adulte, la care stratul de cuticulă este mai gros. Frunzele tinere pot absorbi până la 50% din cantitatea necesară de apă, mai ales pe fața inferioară a limbului foliar, unde cuticula este mai subțire, în special în imediata vecinătate a nervurilor fine. Spațiile intercelulare ale mezofilului foliar, precum şi camerele substomatice sunt ocupate de aer şi din această cauză apa nu poate pătrunde prin osteolele stomatelor în interiorul frunzelor.

Cantitatea de apă absorbită foliar depinde de deficitul de saturație al frunzelor, precum şi de gradul de permeabilitate al stratului de cutină.

De exemplu, stratul de cutină la frunzele soiului de măr McIntosh nu este continuu, ci format din lamele, dispuse paralele cu peretele exterior al celulelor epidermice. Între straturile paralele de cutină se află o substanță pectică, care are o bună capacitate de absorbție a apei. Apa absorbită prin sistemul foliar poate circula în sens descendent în plantă, difuzând astfel până la nivelul rădăcinii. Capacitatea de circulație a apei absorbite de frunză este în strânsă legătură cu gradientul forței de sucțiune, care favoriza circulația descendentă a apei.

Rolul absorbției foliare a apei a fost demonstrat experimental. Prin stropirea frunzelor cu apă de mai multe ori pe zi, plantele produc mai multă substanță uscată, masa acestora fiind mai mare decât a plantelor neudate. Cunoaşterea procesului de absorbție a apei prin organele aeriene stă la baza metodei fertilizării extraradiulare suplimentare a plantelor, metodă modernă de sporire a producției. Prin aplicarea fertilizării foliare s-au obținut rezultate bune la cereale păioase, sfeclă pentru zahăr, legume, viță de vie etc., realizând sporuri însemnate de producție

3.5. Transportul apei în corpul plantei

De la perişorii absorbanţi până la ţesuturile care o folosesc sau o elimină, apa este transportată prin întreg corpul plantelor. La plantele submerse, la care transpiraţia lipseşte, circulă, în general, cantităţi mici de apă, de obicei de la celulele superficiale în contact cu apa prin difuzie, spre centrul organului, fără a exista un ţesut conducător. Un asemenea ţesut se formează în timpul creşterii la unele plante (*Elodea*), dar se atrofiază în fază adultă.

Plantele care au o parte a corpului în contact cu aerul pierd cantităţi mari de apă prin transpiraţie. Aerul cu o umiditate de 50% absoarbe apa cu o forţă de 922 atmosfere, pe câtă vreme apa este reţinută în celulele plantelor cu forţe mici, în jur de 10 atmosfere. Apa pierdută prin transpiraţie trebuie înlocuită cu apa absorbită şi condusă din celulă în celulă.

3.5.1. Căile de circulaţie a apei

Plantele cormofite au vase lemnoase, apariţia acestora la criptogamele vasculare reprezentând un pas important în evoluţia plantelor. Vasele lemnoase sunt celule fără protoplasmă, la care pereţii despărţitori dintre celule au dispărut. Circulaţia apei prin vasele lemnoase poate fi realizată pe distanţe mari de zeci şi sute de metri, cu viteze mari şi cu o rezistenţă relativ mică.

Vasele lemnoase sau xilemul apar în rădăcină. Numărul şi diametrul lor cresc spre tulpină, iar aici ele trec în ramuri şi pătrund prin peţiolul frunzei, unde se ramifică în nervuri fine, astfel încât fiecare celulă din mezofilul frunzei vine în contact direct sau indirect cu câte un vas de lemn.

Vasele lemnoase constau în traheide şi trahei.

Traheidele se găsesc la criptogamele vasculare şi la gimnosperme. Ele provin din câte o singură celulă, au extremităţile ascuţite, diametrul relativ mic şi prezintă perforaţii la capete şi lateral. Membrana lor este îngroşată.

Traheele se găsesc la angiosperme. Ele sunt formate dintr-un număr relativ mare de celule parenchimatice, aşezate cap la cap. Membranele despărţitoare se resorb aproape în întregime, iar pereţii laterali sunt îngroşaţi sub forma unor inele, spirale sau reticule (vase punctate, inelate, spiralate, reticulate). După formarea acestor îngroşări şi după resorbţia pereţilor transversali despărţitori dispare şi protoplasma.

Lungimea traheelor diferă de la o specie la alta. La plantele volubile, traheele sunt mai lungi de 1m, iar diametrul lor poate depăşi 1mm, dar la cele mai multe specii vegetale lungimea acestora nu depăşeşte 10 cm şi diametrul de 30-40 μ.

Îngroşările sunt dispuse în interiorul vaselor şi asigură rezistenţă la presiunea apei. Pereţii laterali ai acestor vase sunt perforaţi, prezentând pori prin care poate trece apa pentru circulaţia laterală.

Apa pătrunsă în perişorul absorbant trece prin scoarţă şi cilindrul central. Prin aceste celule vii apa circulă, datorită forţei de sucţiune, pe principiul osmozei. Originea şi menţinerea acestei forţe de sucţiune rezidă atât în afara rădăcinii (la nivel foliar), constituind aşa-numita *absorbţie radiculară pasivă*, cât şi la nivelul rădăcinii unde are loc *absorbţia activă*, datorită presiunii radiculare, care va impinge apa în interiorul

vaselor de lemn. Celulele vii ale rădăcinii funcţionează deci ca o pompă aspiratoare-respingătoare.

În drumul ei, apa trebuie să mai străbată încă o zonă de celule vii parenchimatice, situată la nivelul limbului foliar, între vasele de lemn (nervuri) şi osteolele deschise ale stomatelor. Aceste celule, cu o extremitate orientată spre nervură, absorb apa, iar prin cealaltă extremitate o vor ceda celulelor vecine, cu o forţă osmotică superioară. Celulele din acest ţesut funcţionează mai mult ca nişte pompe aspiratoare.

Între celulele vii ale rădăcinii şi celulele vii ale frunzelor apa circulă prin trahee cu viteze mari, stabilite prin metoda coloranţilor şi a izotopilor radioactivi. S-a constatat că anumite zone ale rădăcinii aprovizionează anumite sectoare ale coroanei. Prin întreruperea locală a vaselor de lemn (xilem), curentul vertical se abate de la verticală şi ia o direcţie transversală, dar după ocolirea obstacolului revine la circulaţia normală.

3.5.2. Mecanisme ce intervin în circulaţia apei

Aceste mecanisme mai poartă denumirea de *forţe motrice ale curentului de apă* în plante. Transportul vertical al apei de la rădăcină până la frunze, la distanţa de peste 70 m (uneori peste 130 m la *Sequoia*) presupune existenţa unui asamblu de forţe pe baza cărora curentul de apă să poată învinge factorii de rezistenţă la trecerea prin prin plantă. (presiunea hidrostatică), frecarea pe pereţii traheelor şi rezistenţa la străbatere prin celule parenchimatice din rădăcină şi din limbul foliar.

Există diferite teorii formulate pentru explicarea modului cum apa poate să ajungă până la asemenea înălţimi, teorii care se bazează pe prezenţa a cinci forţe, cum ar fi: 1) presiunea radiculară (forţa motrice inferioară);

2) forţa de aspiraţie a frunzelor (forţa motrice superioară);

3) forţa de coeziune a moleculelor de apă;

4) capilaritatea vaselor;

5) imbibiţia pereţilor traheelor şi a membranelor celulelor din parenchim sau sclerenchim.

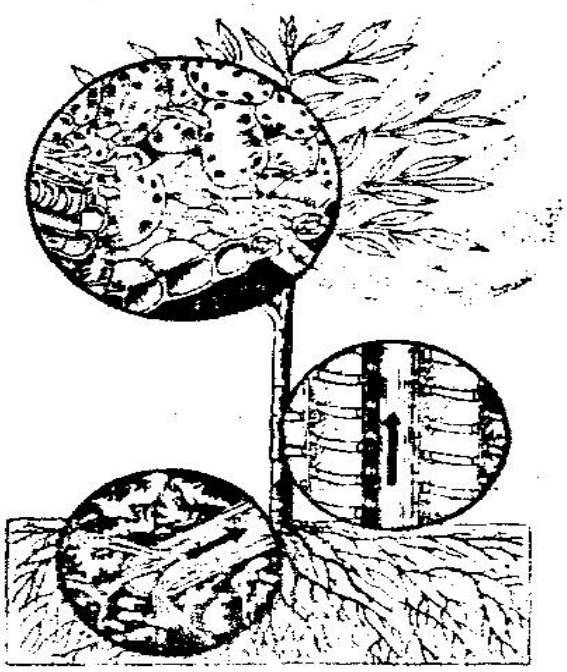


Figura nr. 24 - Schema mecanismului de urcare a apei în plante (d. Milică şi colab., 1982)

3.5.3. Cantitatea de apă şi viteza de circulație a apei în plante

Cantitatea de apă care circulă în plantă variază cu specia, vârsta şi condițiile climatice. În timpul zilelor de vară trece o cantitate egală cu 20 ml/oră/cm^2 secțiune de tulpină lemnoasă, ceea ce înseamnă că într-o zi prin corpul plantei poate circula mai multă apă decât conținutul total al plantei.

Viteza cu care circulă apa în plante este foarte diferită. La plantele ierboase viteze de 0,7-1,7 m/oră, la gimnosperme de 1,25- 2,5 m/oră, la angiospermele lemnoase de 4-40 m/oră , funcție de distribuirea vaselor în tulpină (împrăştiate sau simetrice). La lianele din pădurile ecuatoriale atinge 150 m/oră. În general, viteza de circulație este în funcție de intensitatea transpirației, fiind mai mare în cursul zilei.

Prin celulele vii din rădăcină şi din limbul foliar viteza de circulație a apei este destul de redusă, cel mult 1 mm/oră.

3.6. Eliminarea apei de către plante

Deşi cantitativ apa este substanța de bază din țesuturile vegetale, plantele superioare nu rețin în corpul lor decât o mică parte din apa absorbită, restul se elimină în atmosferă, fără a interveni, aparent, în nici un proces fiziologic. Concomitent cu absorbția şi transportul apei în plantă are loc eliminarea ei masivă în atmosferă, proces realizat la nivelul tuturor organelor aeriene, mai ales al frunzelor, prin două procese distincte: transpirația şi gutația.

3.6.1. Transpirația şi rolul ei în viața plantelor

Plantele pierd cantitatea cea mai mare de apă sub formă de vapori, prin procesul fiziologic denumit transpirație. Acest proces este determinat de deficitul de saturație cu vapori de apă a atmosferei.

Plantele inferioare uni- sau pluricelulare, ca şi plantele nevasculare mai evoluate (briofitele), elimină vaporii de apă prin toate celulele corpului lor ce vin în contact cu atmosfera.

La plantele superioare, transpirația se realizează prin realizează prin întreaga lor suprafață externă şi internă ce vine în contact cu aerul înconjurător. Prin cuticula epidermei aceste plante elimină cantități relativ mici de vapori de apă. Dintre organele aeriene frunzele transpiră cu cea mai mare intensitate.

După ce a fost absorbită din sol de către rădăcini, apa ajunge în vasele conducătoare lemnoase şi apoi în celulele mezofilului frunzelor. Aici dispunerea laxă a celulelor formează multe spații intercelulare, care reprezintă o structură ideală pentru eliminarea apei prin ambele fețe ale limbului. La suprafața limbului foliar, între celulele epidermice, se găsesc o mulțime de deschideri, stomatele, care fac legătură între spațiile intercelulare ale frunzei şi mediul extern. În procesul de transpirație apa este eliminată în atmosferă mai ales prin stomate (transpirație stomatică), dar şi prin cuticulă (transpirație cuticulară).

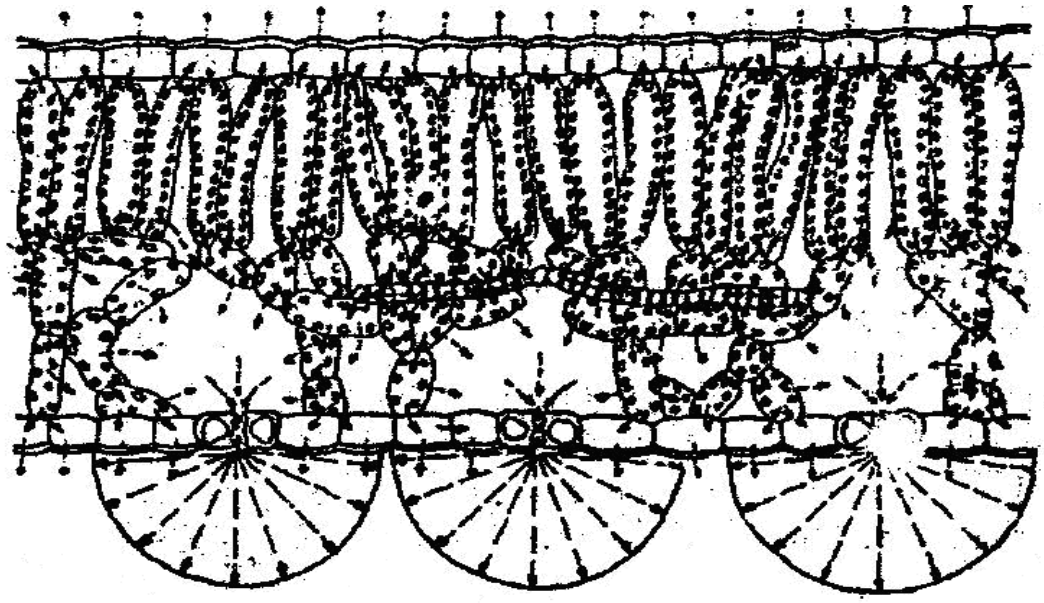


Figura nr. 25 - Transpirația cuticulară şi stomatică (d. Milică şi colab., 1982)

La nivelul tulpinilor şi al ramurilor, la plantele lemnoase, apa este eliminată şi prin lenticele (transpirație lenticilară) (fig. 26).

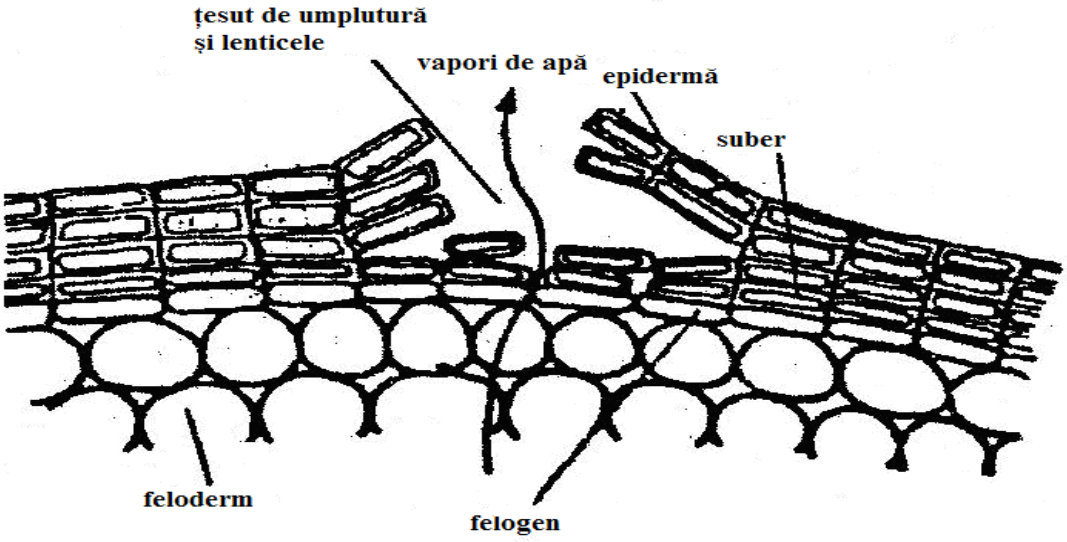


Figura nr. 26 - Reprezentarea schematică a transpirației lenticilare (d. Boldor şi colab., 1981)

Cantitatea de apă pierdută prin transpirația lenticilară şi cuticulară este de 10-20 ori mai redusă în comparație cu cantitatea de apă pierdută prin transpirația stomatică.

La plantele vasculare transpirația decurge în trei etape:

1) evaporarea apei la suprafața tuturor celulelor aflate în contact cu atmosfera internă, din meaturi şi lacune;
2) difuziunea vaporilor de apă, prin spațiile intercelulare, spre suprafața organelor aflate în contact cu atmosfera;
3) eliminarea la exterior a vaporilor de apă din atmosfera internă a organelor.

Rolul transpirației derivă din efectele pozitive pe care la are în viața plantelor.

Efectul de răcire a sistemului foliar. Constă în evitarea supraîncălzirii organelor aflate sub razele directe ale soarelui în zilele de vară. Plantele care cresc în condiții în care transpirația este redusă se supraîncălzesc, ceea ce demonstrează necesitatea unei transpirații intense în zilele de arşiță.

Absorbția apei şi menținerea turgescenței celulelor. Prin circulația continuă a apei, datorită transpirației şi forței de aspirație a frunzelor, are loc absorbția pasivă a apei, urcarea în toate organele superioare şi menținerea țesuturilor într-o stare de turgescență permanentă.

Efectul asupra absorbției sărurilor minerale. S-a presupus că absorbția sărurilor minerale şi transportul lor în plantă au loc ca o consecință a transpirației. Absorbția sărurilor minerale este un proces activ (care necesită energie metabolică) şi numai o mică cantitate de săruri este absorbită în mod pasiv, ca rezultat al absorbției apei. Sărurile minerale odată absorbite trec în interiorul vaselor conducătoare lemnoase a rădăcinii, iar aici curentul de transpirație va influența transportul şi distribuirea lor în plantă.

3.6.2. Intensitatea transpirației

Se estimează că o singură plantă de porumb poate transpira 256 l apă în decursul unei perioade de vegetație, ceea ce raportat la hectar, cantitatea de apă transpirată variază destul de mult, în funcție de specie.

Într-un ciclu e vegetație, o plantă pierde prin transpirație 49 l apă la *Vigna sinersis*, 114 l la cartof, 136 l tomate şi 204 l la porumb. Raportat la hectar, consumul mediu de apă ar fi: 0,9 mil. litri la secară, 1,5 milioane litri la grâu, 2,5 milioane litri la orez şi 4-8 milioane litri la porumb. Numai într-o singură zi de vară, un hectar de sfeclă pierde prin transpirație circa 20000 l de apă.

O pădure poate pierde până la 36000 l de apă pe zi/ha, iar un arțar înalt de 15 m, aflat în câmp deschis, transpiră circa 260 l apă/oră.

Intensitatea transpirației reprezintă cantitatea de apă eliminată de plantă, în grame pe oră şi pe cm^2 de suprafață foliară. Între plantele superioare de uscat sunt deosebiri esențiale sub aspectul intensității transpirației, funcție de arealul de răspândire pe glob, vârsta plantelor, stadiul de dezvoltare, numărul de frunze şi evoluția condițiilor externe, variabile de la o zi la alta (temperatură, umiditate, nebulozitate etc.)

3.6.3. Influența factorilor externi asupra transpirației

Intensitatea transpirației este puternic influențată de diferiți factori ai mediului ambiant. Dintre aceştia, cei mai importanți sunt: lumina, umiditatea atmosferică, curenții de aer şi apa disponibilă din sol.

Influența luminii asupra transpirației. Lumina solară influențează transpirația atât printr-un efect direct, cât şi prin unul indirect.

Acțiunea directă a luminii este legată de capacitatea frunzelor de a absorbi energia luminoasă pe care o transformă, peste 70%, în energie calorică, ce ridică temperatura frunzelor şi intensifică transpirația.

Acțiunea indirectă a luminii este corelată cu mişcarea stomatelor. La lumină, osteolele stomatelor se deschid, ceea ce intensifică transpirația. La întuneric, stomatele se închid, oprind în acest fel pierderea apei prin transpirație stomatică. Menționăm că sunt anumite specii de plante (Crassulaceae) la care stomatele sunt deschise în timpul nopții.

Influența umidității atmosferice. Umiditatea relativă a aerului este o expresie a relației dintre tensiunea vaporilor în acest moment şi tensiunea vaporilor unei atmosfere saturate, la aceeaşi temperatură.

De exemplu, atmosfera la 20^0C devine saturată cu o umiditate relativă de 100%, la o presiune a vaporilor de 17,54 mm coloană de mercur. Dacă umiditatea relativă la 20^0C este de 50%, presiunea vaporilor va fi de 8.77 mm Hg, iar la 10% va fi de 1,75mm Hg.

Se consideră că atmosfera internă a frunzei este permanent saturată sau parțial saturată cu vapori de apă. În schimb, atmosfera externă se află într-o continuă stare de nesaturație.

Atmosfera săracă în vapori de apă constituie o forță deshidratantă deosebit de mare. Astfel, la un deficit hidric de 50%, atmosfera va acționa asupra plantelor ca o forță de deshidratare de 922 atmosfere. În această situație, viteza de difuzie a vaporilor din camera substomatică este foarte mare. Prin pierderea stării de turgescență, transpirația scade în mod treptat, datorită închiderii hidroactive a stomatelor.

Influența temperaturii asupra transpirației. Dacă toți ceilalți factori sunt constanți, o creştere a temperaturii, între anumite limite fiziologice, va intensifica transpirația (fig. 30).

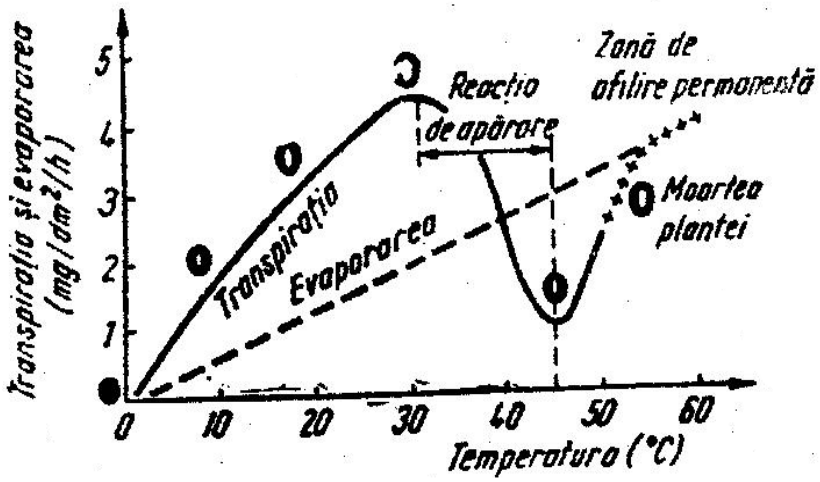


Figura nr. 27 - Variaţia intensităţii transpiraţiei şi evaporaţiei în funcţie de creşterea temperaturii aerului

Aceasta se datoreşte efectului temperaturii asupra mişcării stomatelor, precum şi gradientului de presiune a vaporilor. S-a arătat că stomatele se închid în jur de 0^0C şi vor avea o deschidere maximă la o temperatură de aproximativ 30^0C. În afară de efectul deschiderii stomatelor, o creştere a temperaturii măreşte gradientul de tensiune a vaporilor dintre atmosfera internă a frunzei şi atmosfera externă, înconjurătoare, intensificând în acest fel transpiraţia.

Influenţa curenţilor de apă. Aerul care se află la suprafaţa frunzei se va încărca în permanenţă cu vapori de apă, rezultaţi din transpiraţie. În aceste condiţii, intensitatea transpiraţiei se va micşora. Când curenţii de aer (vântul) vor îndepărta vaporii de la suprafaţa frunzei, transpiraţia se va intensifica. Creşterea transpiraţiei provocată de vânt nu este proporţională cu viteza acestuia. La vânturile cu viteze mari (furtuni, uragane), stomatele se închid, iar transpiraţia scade în intensitate.

Influenţa apei din sol asupra transpiraţiei. Dacă absorbţia apei din sol de către sistemul radicular nu poate înlocui apa pierdută în procesul de transpiraţie apare un deficit hidric, care, atunci când se prelungeşte, duce la ofilire. Din această cauză, apa disponibilă din sol şi activitatea absorbantă a rădăcinilor au o influenţă profundă asupra intensităţii transpiraţiei.

3.6.4. Factorii interni care influenţează transpiraţia

Relaţia dintre sistemul radicular şi partea aeriană. În condiţii normale de transpiraţie, mărimea suprafeţei absorbante a rădăcinilor şi suprafaţa de evaporare a sistemului foliar va regla intensitatea transpiraţiei. Dacă absorbţia radiculară este mai mică decât transpiraţia, se produce un deficit intern de apă, care va reduce transpiraţia.

Sorgul transpiră mai mult decât porumbul la unitatea de suprafaţă, deoarece sistemul radicular al sorgului aprovizionează mai bine cu apă partea aeriană decât sistemul radicular al porumbului.

Suprafaţa foliară. Cu cât suprafaţa foliară este mai mare, cu atât şi cantitatea de apă transpirată va fi mai ridicată, cu toate că nu există o relaţie de proporţionalitate între suprafaţa foliară şi transpiraţie. La unitate de suprafaţă plantele mici transpiră mai mult

decât cele cu talie mare. Micşorarea suprafeţei foliare, prin înlăturarea unor frunze, duce la intensificarea transpiraţiei plantelor la unitate de suprafaţă foliară.

În livezi, tăierile în verde la pomii fructiferi au ca rezultat intensificarea transpiraţiei la frunzele rămase, cu toate că pierderea totală de apă este mai mare la pomii netrataţi.

Structura frunzei. Un factor important al transpiraţiei plantei îl constituie structura frunzei. Plantele xerofite din zonele secetoase prezintă o serie de modificări structurale ale frunzelor (cuticulă groasă, parenchim palisadic bine dezvoltat, stomate adâncite în epidermă, strat protector de perişori epidermici morţi).

Rezistenţa frunzelor xerofite, faţă de pierderea apei şi faţă de ofilire, se datoreşte în primul rând grosimii şi eficacităţii stratului de cuticulă care le acoperă. Pe timp secetos, osteolele stomatelor se inchid, transpiraţia cuticulară rămânând singura posibilitate de pierdere a apei.

În cazul unei aprovizionări bune cu apă, plantele xerofite pot avea o transpiraţie mai intensă decât cele mezofite datorită numărului mai mare de stomate la o unitate de suprafaţă şi unei reţele de nervuri mai dezvoltate. Totodată, intensitatea transpiraţiei stomatice la plantele xerofite este superioară transpiraţiei de la plantele mezofite în condiţii normale.

Numărul de stomate. Exceptând anumite plante acvatice, stomatele sunt prezente la toate angiospermele şi gimnospermele şi au o structură asemănătoare, indiferent de specie.

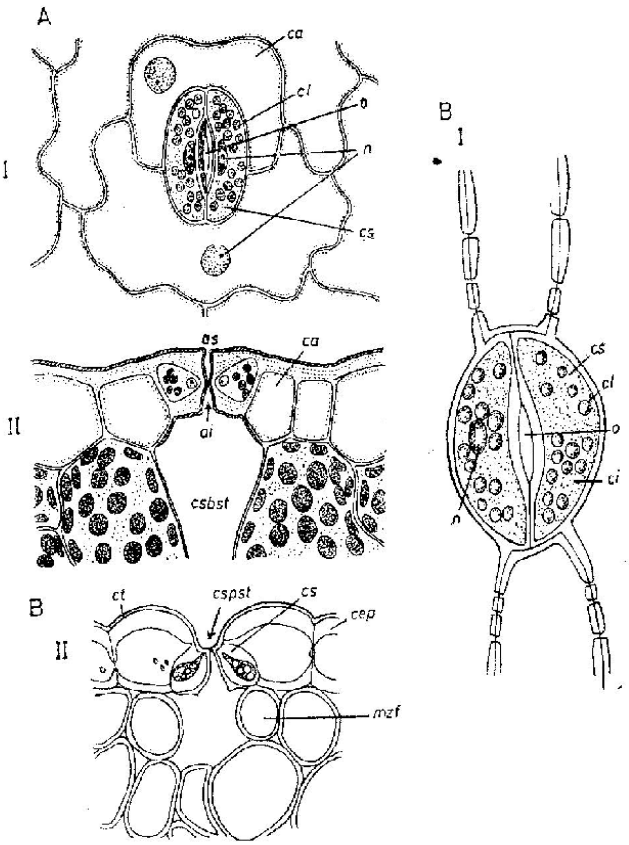


Figura nr. 28 - Tipuri de stomate la plantele de *Iris germanica* (B) şi *Thymus serpyllum* (A):

ai – amnium inferior; as – atrium superior; ca – celule anexe; cep – celulă epidermică; ci – citoplasmă; clo – cloroplaste; csbst – cameră substomatică; cspst – cameră suprastomatică; cs – celule stomatice; ct – cuticulă; mzf – mezofil; n – nucleu; o – ostiolă; (d. Gabriela Şerbănescu-Jitariu şi colab., 1980)

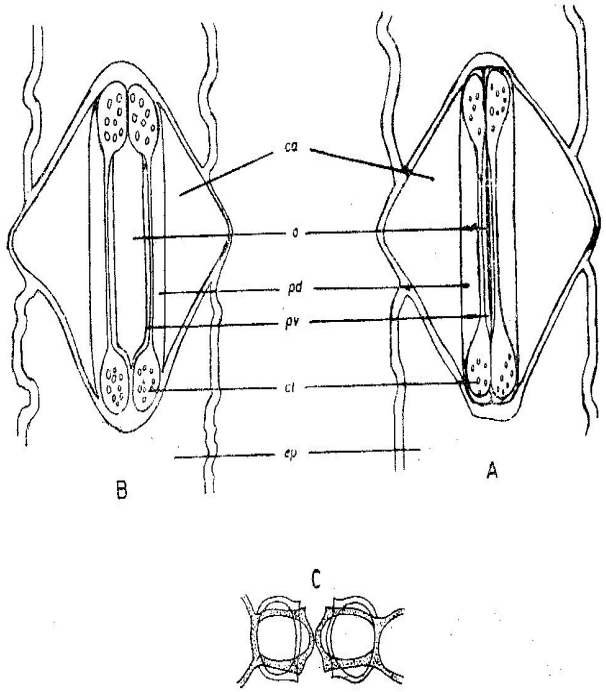


Figura nr. 29 - Celule stomatice de tip *Zea mays* (A şi B) şi *Mnium*:
A – stomată închisă; B – stomată deschisă; C – stomată în secţiune transversală prin frunză (punctat – stomata închisă, nepunctat – stomata deschisă); ca – celule anexe; cl – cloroplaste; ep – epidermă; o – ostiolă; pd – perete dorsal; pv – perete ventral, (d. Gabriela Şerbănescu-Jitariu şi colab., 1980)

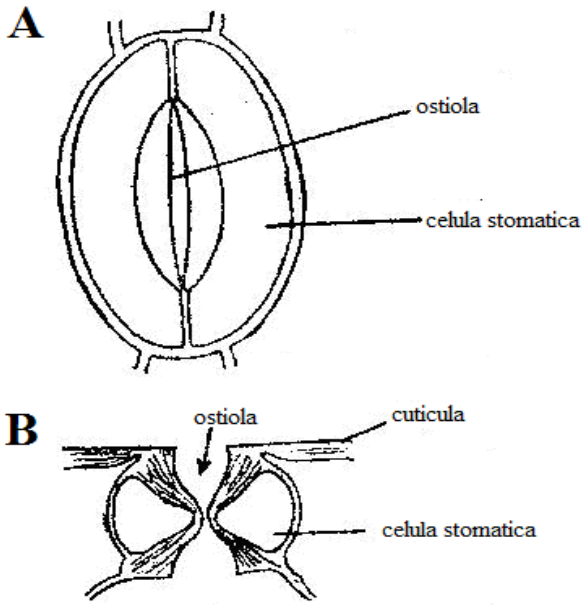


Figura nr. 30 - Celule stomatice de tip *Amaryllis*
(d. Gabriela Şerbănescu-Jitariu şi colab., 1980)

Algele şi ciupercile sunt singurele grupe mari de plante lipsite de stomate.

Când celulele stomatelor sunt deschise la maximum osteola dintre ele măsoară între 3 şi 12 microni în diametru, având o lungime de 10-40 microni.

Pe suprafaţa unei frunze pot fi între 1000 şi 60000 de stomate pe 1 cm^2, reprezentând o suprafaţă de 1-2% din limbul foliar. De obicei, stomatele se găsesc pe partea inferioară a frunzei (specii hipostomatice) sau pe ambele părţi (specii amfistomatice).

Transpiraţia este cu atât mai intensă cu cât densitatea stomatelor este mai mare. Dacă numărul stomatelor depăşeşte o anumită densitate (peste 70000/cm^2) intensitatea transpiraţiei scade, datorită creării unui ,,efect de margine", respectiv a unei zone de interferenţă care formează o atmosferă saturată în vapori, cu curenţi de difuziune ce se lovesc între ei.

Poziţia stomatelor pe suprafaţa limbului. La majoritatea speciilor, stomatele se găsesc la acelaşi nivel cu celulele epidermice. La unele specii xerofite şi de deşert (Oleander, Ficus, Hevea), stomatele sunt aşezate sub nivelul celulelor epidermice, în anumite cavităţi numite cripte. În aceste cripte aerul este liniştit, oarecum saturat în vapori de apă, ceea ce reduce mult intensitatea transpiraţiei. La unele plante higrofite, stomatele se găsesc aşezate pe ridicături de celule, unde sunt condiţii pentru o transpiraţie intensă.

Gradul de deschidere a stomatelor. Este un factor deosebit de important în reglarea intensităţii transpiraţiei stomatice, care se reglează prin mecanisme de deschidere şi închidere a osteolelor, funcţie de acţiunea diferiţilor factori externi (lumina, gradul de hidratare a frunzelor) ce condiţionează starea celulelor stomatice şi a celulelor anexe din epidermă.

Mişcările stomatice au loc ca o reacţie directă la creşterea sau scăderea presiunii osmotice a sucului vacuolar din celulele stomatice.

Pentru explicarea mişcărilor de închidere şi deschidere a osteolelor stomatelor se disting trei tipuri de reacţii fiziologice care au la bază schimbarea gradului de turgescenţă a celulelor stomatice: fotoactivă, hidroactivă şi hidropasivă.

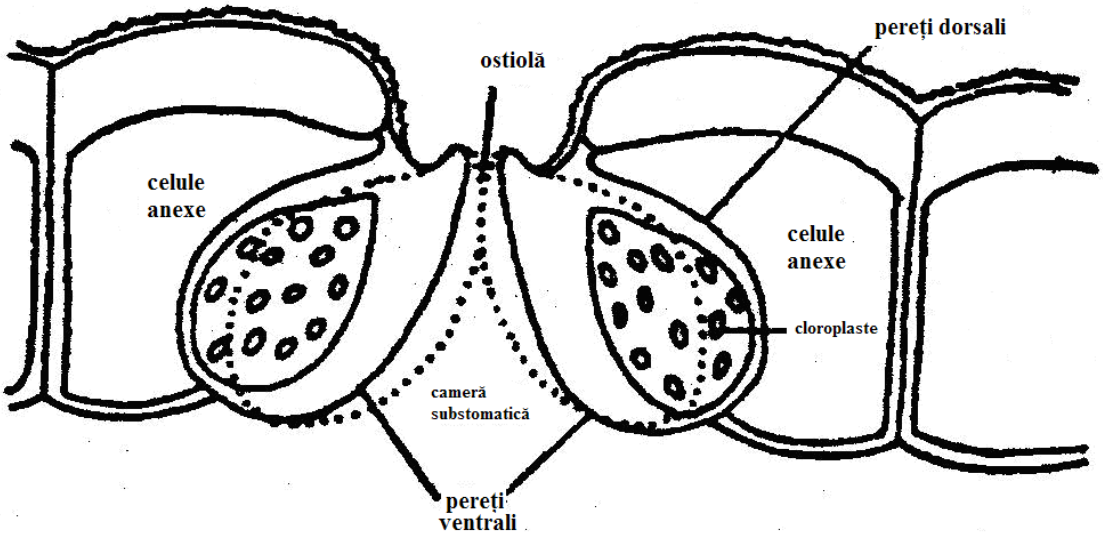


Figura nr. 31 - Schema de funcţionare a stomatelor (d. Milică şi colab, 1982)

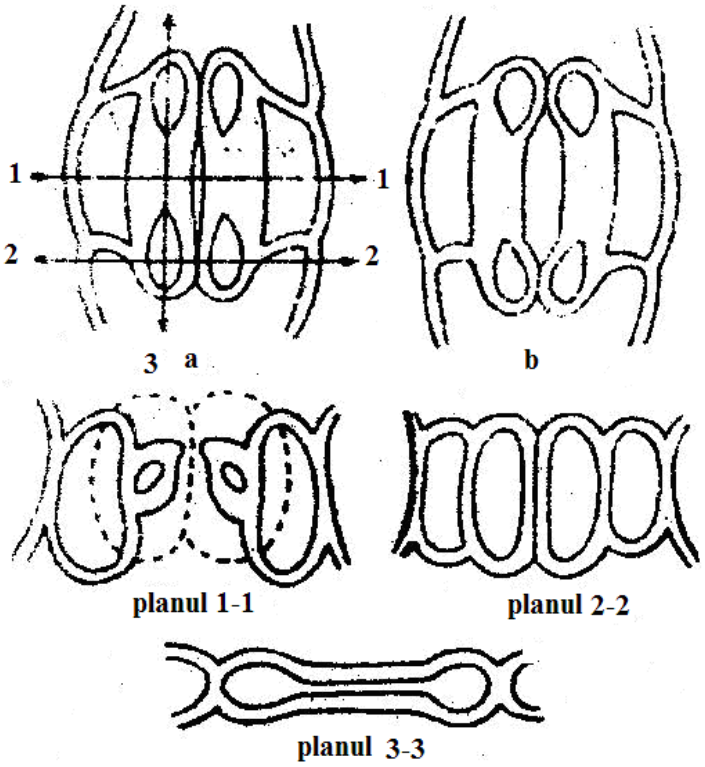


Figura nr. 32 - Gradul de deschidere a stomatelor la graminee: a – stomată cu ostiola la deschiderea minimă; b – stomată cu ostiola larg deschisă; 1, 2, 3 – secţiuni transversale prin planurile indicate în figura a (d. Boldor şi colab., 1981)

Reacţia fotoactivă de deschidere a stomatelor este corelată cu prezenţa luminii. Stomatele se deschid când frunza este ţinută la lumină şi vor rămâne deschise dacă nu intervin alţi factori. La întuneric stomatele se închid. Cantitatea de lumină necesară pentru realizarea unei deschideri maxime a osteolei variază în funcţie de specie.

O intensitate a luminii de 250 lucşi este suficientă pentru a determina deschiderea maximă a osteolelor frunzelor de tutun. La unele specii, stomatele sunt atât de sensibile încât se deschid chiar şi la lumina lunii.

S-a constatat că şi lungimea de undă a luminii are o influenţă asupra deschiderii stomatelor; radiaţiile roşii şi albastre declanşează o deschidere evidentă.

Reacţia hidroactivă de închidere a stomatelor este declanşată de deficitul hidric din plante creat în condiţii de secetă, când intensitatea transpiraţiei devine mai mare decât viteza de absorbţie a apei din sol. Prin deshidratarea celulelor stomatice, enzimele acţionează în sens sintetizant şi transformă glucidele solubile în amidon, osmotic inactiv. Scade forţa de sucţiune a celulelor stomatice şi declanşează un curent de exosmoză a apei spre celulele-anexe. Prin pierderea turgescenţei, volumul celulelor stomatice se reduce, iar osteolele se închid, ca reacţie biologică de apărare contra transpiraţiei intense. Când celulele stomatice redevin turgescente, osteolele se deschid.

Reacţia hidropasivă de închidere a osteolelor stomatelor se datoreşte presiunii mecanice exercitate de celulele ţesutului foliar, îndeosebi celulele epidermice, care devin suprasaturate cu apă după ploi abundente sau după irigări prin aspersiune. După încetarea ploilor se reia treptat transpiraţia cuticulară, celulele-anexe se deshidratează treptat şi încetează presiunea mecanică asupra celulelor stomatice. Acestea revin la poziţiile normale iar osteolele se deschid pasiv.

3.6.5. Dinamica diurnă şi sezonieră a transpiraţiei

Dinamica diurnă a transpiraţiei urmează, în general, mersul zilnic al luminii şi temperaturii, având un maxim imediat după amiază şi un minim în orele de noapte. Această dinamică a transpiraţiei este determinată de deschiderea stomatelor în orele dimineţii sub influenţa luminii şi închiderea acestora în cursul nopţii. În zilele senine şi calde de vară intensitatea transpiraţiei are valori scăzute dimineaţa, se intensifică în mod treptat până la orele amiezii, după care se înregistrează o scădere către seară. În perioadele de secetă, curba transpiraţiei poate prezenta două maxime, unul în cursul dimineţii, urmat de o depresiune în orele de amiază, după care se realizează al doilea maxim.

Închiderea stomatelor în orele de prânz duce la reducerea pierderii apei prin transpiraţie, dar şi la scăderea intensităţii fotosintezei. Raportul dintre aceste două procese este oglindit de coeficientul de transpiraţie.

K_t = apă consumată(ml)/ substanţă uscată produsă (g)

Cu alte cuvinte coeficientul de transpiraţie reprezintă cantitatea de apă (ml) consumată de plantă pentru sinteza unui gram de substanţă uscată. Valoarea coeficientului de transpiraţie, variază mult, situându-se între 120 şi 1000.

Plantele cu un K_t mic (sub 550) au un regim hidiric economic, iar speciile cu un K_t mare (peste 800) sunt considerate risipitoare de apă. La plantele cu fotosinteză de tip C_4 coeficientul de transpirație este mai mic decât la plantele cu fotosinteză de tip C_3

Distingem şi o dinamică sezonieră a transpirației. La plantele anuale transpirația este intensă primăvara, apoi scade treptat până la maturitatea plantelor (grâul, orzul). La plantele anuale (porumbul, sfecla), intensitatea maximă a transpirației are loc în a doua parte a vegetației, în lunile de vară. La plantele perene, primăvara se constată o transpirație maximă, după care urmează o scădere continuă până toamna; iarna au cele mai scăzute valori ale transpirației.

3.6.6. Gutația

Plantele care cresc pe soluri calde şi bine aprovizionate cu apă, într-o atmosferă umedă, elimină picături de apă prin marginea frunzelor (fig. 33).

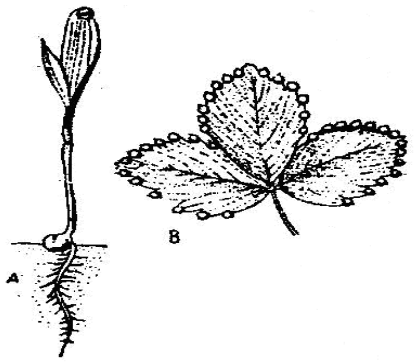
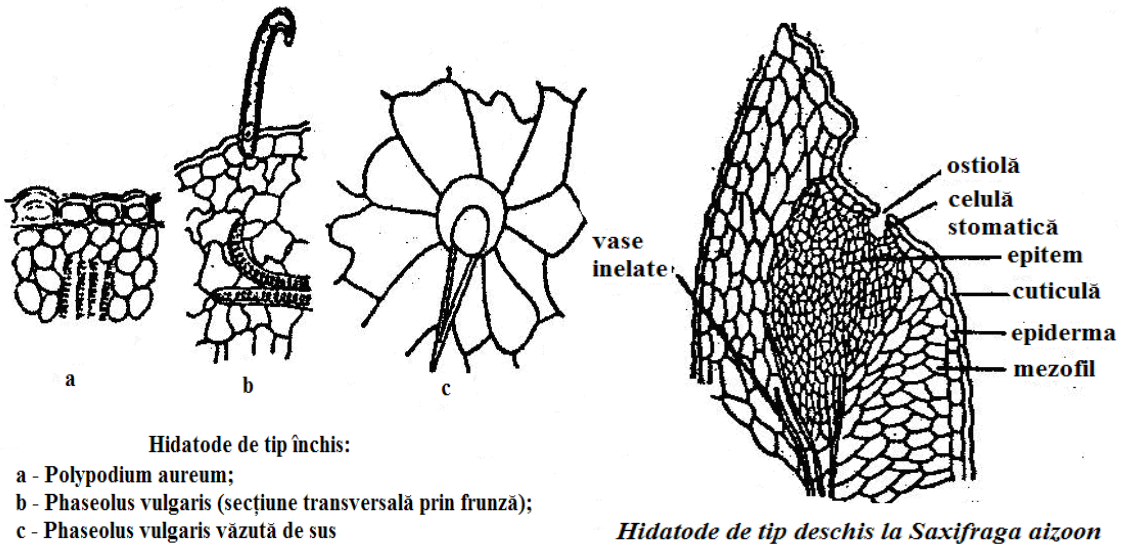


Figura nr. 33 - Tipuri de gutație la *Zea mays* prin vârfurile limbului (A) şi pe marginile limbului (B), (d. Milică şi colab., 1982)

Acest tip de pierdere a apei sub formă lichidă se numeşte gutație. Absorbția apei de către sistemul radicular este mult mai intensă decât transpirația, astfel că apa este împinsă cu o forță hidrostatică mare prin vasele lemnoase, fiind eliminată în exterior prin anumite structuri anatomice specializate, numite hidatode.

Acest fenomen se observă, îndeosebi, în timpul nopții spre dimineață, în lunile de primăvară şi vară, când după o zi foarte călduroasă urmează o noapte rece. În aceste condiții, absorbția prin rădăcini rămâne la un plafon ridicat, datorită solului mai cald, în timp ce transpirația este mult redusă, atât datorită închiderii stomatelor prin reacția fotoactivă, cât şi din cauza temperaturii scăzute din atmosferă şi a umidității relative ridicate.



Hidatode de tip închis:
a - Polypodium aureum;
b - Phaseolus vulgaris (secţiune transversală prin frunză);
c - Phaseolus vulgaris văzută de sus

Hidatode de tip deschis la Saxifraga aizoon

Figura nr. 34 - Tipuri de hidatode (d. Milică şi colab., 1982)

Prin perturbarea raportului dintre absorbţie şi transpiraţie se acumulează în ţesuturile frunzei un exces de apă, ce se elimină în exterior direct sub formă de picături în procesul de gutaţie. Denumirea fenomenului derivă de la cuvântul latin *qutta* - picătura

Lichidul rezultat din gutaţie nu este apă pură, ci o soluţie care conţine multe substanţe. Dacă se observă, pe suprafaţa frunzei rămâne un sediment alb, format din săruri minerale. De multe ori aceste săruri sunt resorbite de către frunze.

La plantele superioare hidatodele pot fi închise (active) sau deschise (pasive). Hidatodele închise sunt situate în epiderma frunzelor, fiind în legătură directă cu vasele conducătoare. Cele mai multe plante au hidatodele deschise, formate din două celule acvifere, care sunt permanent deschise şi elimină apa în mod continuu sub influenţa presiunii radiculare.

Rolul gutaţiei este important pentru plante, asigurând un mers ascendent al sevei brute. Plantele ierboase gutează mai ales în perioadele cu o activitate foarte intensă, când au nevoie mai mare de apă şi săruri minerale. Prin gutaţie, plantele elimină excesul de apă care ar inunda spaţiile intercelulare şi ar deregla metabolismul. Prin eliminarea surplusului de apă se micşorează presiunea hidrostatică de xilem, fiind favorizată astfel absorbţia apei şi a sărurilor minerale prin rădăcini şi conducerea sevei brute în plantă.

3.7. Bilanţul hidric al plantelor

Prin bilanţul hidric sau bilanţ de apă se înţelege raportul care există între cantitatea de apă absorbită şi cantitatea de apă pierdută prin transpiraţie, în acelaşi interval de timp. În condiţii normale, apa pierdută prin transpiraţie este recuperată prin absorbţie radiculară, aşa încât bilanţul hidric rămâne echilibrat (Abs / Transp = 1), turgescenţa celulelor asigurată, funcţiile fiziologice normale, iar producţia de biomasă este mare.

Când transpiraţia creşte, mai ales în zilele secetoase şi călduroase de vară, cu insolaţie puternică, bilanţul hidric devine subunitar şi apare deficitul de apă în plante. Celulele din ţesuturile frunzelor îşi pierd turgescenţa, ţesuturile devin moi, frunzele sunt

aplecate, simptome care definesc fenomenul de ofilire (temporară sau de durată), cu efecte negative asupra producției plantelor respective.

Când absorbția este mai intensă decât transpirația, bilanțul hidric devine supraunitar, celulele se suprasaturează cu apă şi are loc procesul de gutație. Prin aceasta se elimină excesul de apă din țesuturi şi se asigură condiții optime astfel ca plantele să nu sufere şi producția să nu fie diminuată substanțial.

3.8. Rezistența plantelor la secetă

Seceta este un fenomen caracterizat prin lipsa precipitațiilor într-o perioadă de timp, care provoacă o veştejire de durată a plantelor. Aceasta poate fi determinată de lipsa apei din sol – *seceta solului* sau de aerul deosebit de cald – *seceta atmosferică*.

Rezistența la secetă reprezintă capacitatea plantelor de a suporta condițiile de uscăciune puternică fără daune pentru individ şi urmaşii lui.

Kramer distinge diferite tipuri şi grade de rezistență la secetă:

- plante care nu pot suporta seceta, de exemplu specii care cresc la umbră; acestea sunt afectate sever sau pier curând după apariția secetei;
- plante care acumulează cantități mari de apă şi au intensități scăzute ale pierderii apei datorită raportului mic dintre suprafață şi volum, prezintă cuticulă groasă şi un număr redus de stomate (cactuşii, plantele suculente);ele îşi deschid noaptea şi închid ziua stomatele (plante de tip CAM);
- plante care pot suporta seceta deoarece protoplasma lor se poate deschidrata fără daune permanente (muşchi, licheni, ferigi, unele spermatofite);
- plante care suporta moderat sau limitat deshidratarea, în funcție de însuşirile lor structurale (plantele de cultură).

Capitolul 4
NUTRIȚIA MINERALĂ A PLANTELOR

4.1. Absorbția substanțelor minerale prin rădăcini

Elementele minerale sunt dizolvate în soluția solului sau fixate strâns prin adsorbție de coloizii acestuia. Calea principală de absorbție a mineralelor în plante o constituie rădăcina.

Există un paralelism între absorbţia elementelor minerale şi a apei, fiecare având legi specifice de pătrundere în plante. Apa, aşa cum s-a arătat, pătrunde prin osmoză şi imbibiţie şi sub formă moleculară, pe când elementele minerale pătrund prin alte fenomene (adsorbţie, difuziune, schimb ionic, purtători de ioni), şi anume sub formă disociată în ioni (cationi şi anioni.)

4.1.1. Mecanismul absorbţiei în plante a ionilor minerali

La nivelul fiecărei celule vii şi mediul ambiant există un permanent schimb de substanţe. Dacă acest flux este către interiorul celulei vii se numeşte *absorbţie,* în cadrul căreia transportul din citoplasmă în vacuolă sau lumenul vaselor lemnoase se numeşte *secreţie.* Ieşirea din celulele vegetale a substanţelor sau ionilor poartă numele de *excreţie* sau *desorbţie.*

Explicarea mecanismului de pătrundere a ionilor minerali se face, pe baza a două grupe de fenomene: fizice, în care caz absorbţia ionilor se numeşte *pasivă*, şi metabolice, când absorbţia ionilor este denumită *activă.*

Absorbţia pasivă a ionilor. Dintre posibilităţile de absorbţie pasivă, un rol important au:

- difuziunea;
- adsorbţia;
- schimbul de ioni;
- solubilitatea ionilor şi porozitatea membranelor plasmatice.

Absorbţia este pasivă, deoarece se face fără aport energetic celular.

Difuziunea. Definită ca fenomen fizic de întrepătrundere al substanţelor puse în contact direct, difuziunea poate explica parţial pătrunderea ionilor minerali prin membranele celulare, deoarece citomembranele plasmatice sunt semipermeabile, iar difuziunea se referă, după legea lui Fick.

$$dm = D \cdot A(dc/dx) \cdot dt$$

unde: dm- reprezintă substanţa difuzată;

D- coeficientul de difuziune;

A- aria secţiunii transversale prin care se face difuziunea;

raportul dc/dx – gradientul de concentraţie (scăderea concentraţiei pe unitatea distanţei).

Mişcarea ionilor din soluţie prin membranele plasmatice se face în funcţie de sarcinile lor electrice (electrodifuziune). Pentru difuzia ionilor se foloseşte energia lor cinetică moleculară, care creşte cu temperatura şi gradientul de concentraţie al soluţiei minerale.

Adsorbţia. Este un fenomen fizic de fixare a particulelor dintr-o soluţie, respectiv a ionilor minerali, la suprafaţa altor particule solide, în cazul celulei vegetale la suprafaţa membranelor. Se admite în prezent că adsorbţia este faza primară în absorbţia ionilor minerali în celulele vegetale. Cantitatea de substanţă adsorbită şi concentraţia soluţiei din care se absorb ionii se află în relaţia următoare:

$$S = m \cdot K \cdot C \cdot n,$$

în care: m- este cantitatea adsorbantului;

C- concentraţia soluţiei externe;

K şi n – constante pentru adsorbant şi adsorbiţi.

Adsorbția poate fi *mecanică*, realizată prin legături foarte labile între adsorbit şi membrana plasmatică. În acest caz, ionii pot fi scoşi (eluați) de pe aceasta prin simpla spălare cu apă.

Adsorbția *folară* este mai puternică şi se realizează prin formarea de combinații între ionii minerali (cationi sau anioni) şi substanțe organice cu grupare carboxilică (R - COOH) sau bazică (R- NH_2). Combinațiile rezultate cu aceste substanțe se numesc chelați. Procesul de chelatare este mai frecvent pentru cationi, iar moleculele organice din celula vegetală pretabilă la aceasta pot fi: acidul citric, piridoxalul, acizii nucleici, proteinele structurale ale membranelor plasmatice, cât şi enzimele celulare. Ultimile pot fixa atât cationi cât şi anioni, fiind amfotere.

Pe această cale se adsorb la nivelul membranelor plasmatice ale celulei vegetale cantități importante de ioni minerali, creându-se un anume gradient de adsorbție şi se cedează ionii pe măsura necesităților vitale ale celulei.

Schimbul de ioni. Absorbția ionilor minerali în plante se poate face şi prin absorbția de schimb sau schimb de ioni.

În acest proces un rol important îl are CO_2 degajat în respirația porilor absorbanți radiculari. Reacțiile sunt următoarele:

$$CO_2 + H_2O \rightarrow CO_3H_2$$

$$CO_3H_2 \rightarrow CO_3H^- + H^+$$

$$CO_3H^- + CO_3^{-2} + H^+$$

Ionii rezultați (CO_3H^- şi H^+) reprezintă fondul de schimb ionic al celulei vegetale, la care se mai pot adăuga pentru schimbul anionic şi radicali organici excretați de rădăcină, mai ales cei ai acizilor malic, succinic, citric, cât şi foarte mulți aminoacizi. Pentru schimbul cationic la ionii de (H^+), spre sfârşitul perioadei de vegetație când capacitatea de fixare a biocoloizilor plasmatici scade, cationii de schimb pot fi unii ioni desorbiți în exterior, mai ales K^+.

Schimbul de ioni de aceeaşi sarcină electrică (cation cu cation, anion cu anion) şi are loc prin echivalența sarcinilor electrice a ionilor absorbiți şi cedați. Ca urmare, un cation bivalent (Ca^{++} , Mg^{++}) va fi absorbit prin schimb cu un alt ion bivalent sau cu doi ioni monovalenți (H^+ , K^+). La fel un anion bivalent (SO_4) va fi absorbit prin schimb cu ionul CO_3^{-2}, cu doi ioni CO_3H^- sau doi ioni oxidril (HO^-).

Schimbul de ioni dintre soluția solului şi rădăcinile plantelor poate fi total sau parțial. Dacă schimbul ionic este total, ionii pătrund în rădăcină în concentrație identică cu aceea a soluției solului. Dacă însă schimbul este parțial, proporția de cationi ce pătrund în rădăcină este dependentă de capacitatea de absorbția a altor cationi, prezenți la suprafața membranelor plasmatice, aşa numiți ioni complimentari.

Concepția filtrului lipoidic. Tot în cadrul absorbției pasive se includ şi două concepții combinate, şi anume aceea a liposolubilității şi a ultrafiltrului.

Permeabilitatea substanțelor organice şi minerale prin membranele plasmatice vegetale este în funcție şi de compoziția dinamică a acestora în cele două substanțe organice de bază, lipide şi proteine. Când în membrana plasmatică predomină, lipoide, faza continuă, permeabilitatea membranelor ar fi mai mare pentru substanțele organice,

iar când faza continuă ar fi formată din proteinele structurale, permeabilitatea membranelor poate fi mai mare pentru apă şi ionii minerali

Pătrunderea substanţelor organice s-ar face în funcţie de greutatea lor moleculară şi mărimea agregatelor moleculare, iar ionii minerali ar pătrunde în funcţie de greutatea lor atomică. La ionii cu aceeaşi greutate, pătrunderea prin membrană ar fi mai activă sau mai înceată datorită unor diferenţe de imbibiţie a coloizilor din membranele plasmatice.

Absorbţia activă a ionilor minerali. Absorbţia activă explică pătrunderea şi transportul ionilor minerali în celulele vii prin intermediul unor substanţe organice, denumite purtători, existente în membranele plasmatice şi în citoplasmă, cu funcţie metabolică asemănătoare enzimelor. Această absorbţie are loc cu consum de energie metabolică, provenită din respiraţia celulară. De aceea, între absorbţia ionilor minerali şi respiraţie s-a stabilit o corelaţie pozitivă foarte strânsă.

Concepţia transportorilor de ioni explică mai ales absorbţia anionilor şi în măsură mai redusă pe aceea a cationilor.

Ca transportori de ioni minerali pot fi proteinele structurale, peptidele, aminoacizii, ARN, fosfatidele, piridoxalul, citocromii şi esterii fosfatici ai glucidelor.

Transportorul fixează reversibil ionii minerali, formând un complex (ion-transportor) (XI) ce difuzează prin membrana plasmatică, de exemplu, plasmalema (M) de pe partea sa externă (M.1), pe partea sa internă (M.2), de unde ionul este cedat în citoplasmă, purtătorul revenind la suprafaţa externă a plasmalemei fiind capabil de o nouă fixare a ionilor . Un număr determinat de purtători este capabil a transporta un număr nelimitat de ioni.

Procesul captării ionilor este asemănător cu funcţia enzimelor, iar cinetica sistemului poate fi modificată. De exemplu, moleculele citocromilor absorb şi desorb ioni, oxidându-se pe partea externă a membranei şi reducându-se pe cea internă.

Procesul de oxidoreducere produs de citocromi se explică prin schimbarea valenţei fierului.

În absorbţia activă, pentru fixarea ionilor pe purtători există o adevărată concurenţă, deoarece mai mulţi ioni concurează pentru aceleaşi locuri de fixare pe purtători. Ionii concurenţi pot forma complexe cu acelaşi purtător, dar afinitatea purtătorului pentru ioni şi grupe de ioni este diferită. Astfel ionul K^+ este concurent cu ionii de Ca^{++} , Ba^{++} , Sr^{++}.

Absorbţia activă a ionilor necesită energie metabolică pentru activarea transportului, la formarea complexului TI, la cedarea ionilor fixaţi şi revenirea transportorului în foiţa externă a plasmalemei.

Absorbţia anionilor se leagă cantitativ de intensitatea respiraţiei celulare, pe când absorbţia cationilor nu este legată direct, ci se poate face în funcţie de gradientul electric al membranei plasmatice, cationii fiind transportaţi astfel în interiorul acesteia printr-o mişcare pasivă.

4.1.2. Transportul ionilor din celulă în celulă

Ionii absorbiți în celulele rădăcinii pot fi local metabolizați. Astfel, ionii de Na_3^- şi NH_4^+ participă imediat la sinteza secundară a aminoacizilor, iar ionul SO_4^{-2} , după reducere, intră în compoziția aminoacizilor cu sulf, cu carbon marcat ($^{14}CO_2$) şi N^{15} .

S-a arătat că la 5-10 minute de la pătrunderea azotului amoniacal se transformă în aminoacizi (alanina, acid glutamic). Dar nu toți ionii absorbiți sunt metabolizați în rădăcină. O parte, mai ales mulți cationi, circulă prin plasmodesme, de la perii absorbanți până în xilem, cu seva brută, în care ajung la aproape 20 ore şi apoi în organele supraterestre ale plantei. O a treia parte a ionilor sunt eliminați ,,activi" din citoplasmă în vacuolă, unde se depozitează.

Transportul ionilor, ca şi absorbția lor în plante, se fac activ, prin transportori şi pasiv prin schimb de ioni şi difuzie liberă.

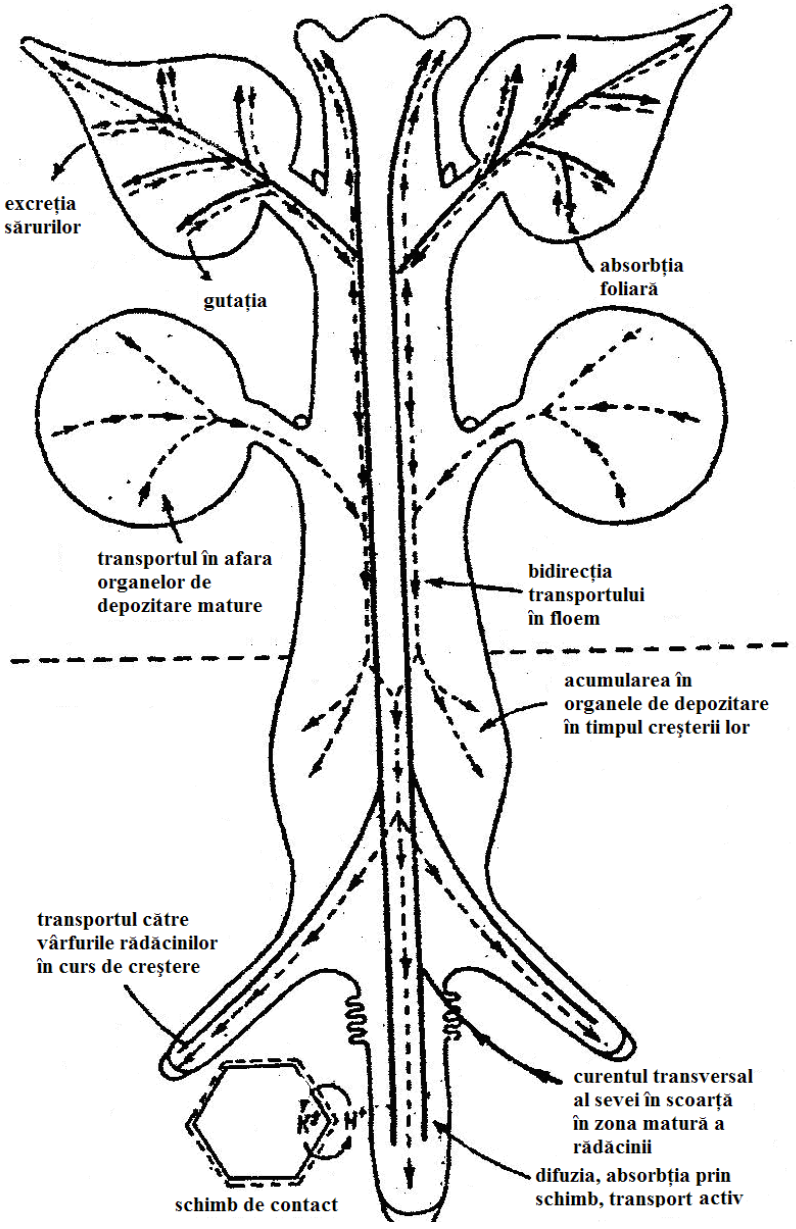

excreția sărurilor
gutația
absorbția foliară
transportul în afara organelor de depozitare mature
bidirecția transportului în floem
acumularea în organele de depozitare în timpul creşterii lor
transportul către vârfurile rădăcinilor în curs de creştere
curentul transversal al sevei în scoarță în zona matură a rădăcinii
difuzia, absorbția prin schimb, transport activ
schimb de contact

Figura nr. 35 - Circulația sărurilor minerale în plante (d. Milică şi colab., 1982)

4.2. Acumularea ionilor minerali

În plante se acumulează o multitudine de substanţe minerale, dar niciodată nu se obţine un echilibru între ionii din mediul extern (sol şi apă) cu cantitatea de ioni absorbiţi. Primele date s-au obţinut la plante acvatice, la două alge ce cresc în ape dulci şi ape sărate, şi anume *Nitella* şi *Valonia*.

La acestea s-a constatat că, în raport cu concentraţia mediului în care trăiesc, acumulează de 10 ori mai mult Mg^{++} , de 13 ori mai mult Ca^{++} , de 100 ori mai mult Cl^{-}, de 2000 ori mai mult K^{+}. Rezultă de aici că acumularea ionilor în plante este un proces activ, legat strâns de activitatea protoplasmei celulare.

Prin analiza chimică a plantelor s-a constatat că cea mai mare parte a ionilor minerali absorbiţi se integrează în substanţe organice complexe, formate prin fotosinteză sau prin sinteză secundară.

Astfel azotul, din nitraţi şi săruri amoniacale, se integrează în aminoacizi, amine, amide, substanţe proteice, fosforul intră în compoziţia acizilor nucleici, a enzimelor, a unor substanţe înmagazinatoare de energie (ATP) în fosfolipide, iar sulful în aminoacizi (cistină, cisteină, metionină). Unele elemente, ca de exemplu potasiul care se reţin în plantă în cantităţi mari, de până la 30% din totalul cenuşii vegetale, se acumulează ca ion mineral prin fenomenul de adsorbţie.

Sunt unele substanţe minerale care se acumulează sub formă solidă în compuşi cristalini (incluziuni celulare), cum este oxalatul de calciu din vacuola celulară, unde anihilează toxicitatea unor produşi ai metabolismului intermediar.

4.3. Rolul rădăcinilor în solubilizarea complexilor insolubili din sol

Cea mai mare parte a elementelor minerale se fixează direct pe micelele coloidale ale solului, iar soluţia ce circulă prin capilarele solului este foarte diluată. Ea se concentrează puţin la aplicarea îngrăşămintelor, ceea ce arată că şi fixarea acestora se face tot pe particulele complexelor absorbante, organice şi minerale (humic şi aluminosilicilic) din sol.

Adsorbţia ionilor minerali pe micelele solului se poate face prin cinci moduri: mecanic, fizic, fizico-chimic, chimic şi biologic. Cea mai importantă pentru nutriţia plantelor este adsorbţia fizico-chimică, cunoscută şi sub numele de schimb a solului.

Cele mai bogate în cationi de schimb sunt solurile castanii din zonele secetoase de câmpie, apoi cernoziomurile. În podzoluri, predomină ionii de H^{+} , deoarece ionii nutritivi sunt repede spălaţi în profunzime, datorită precipitaţiilor abundente.

Rădăcinile plantelor au capacitatea de a folosi şi ionii minerali din substanţe greu solubile (apatite, fosforite, carbonat de calciu). Rădăcinile pot excreta substanţe ce dizolvă aceşti complexi insolubili. Dintre substanţele cu caracter acid eliminate de rădăcini pentru folosirea complecşilor greu solubili, o parte însemnată este formată din acidul carbonic, ce apare ca urmare a reacţiei dintre CO_2 eliminat prin respiraţia rădăcinilor şi H_2O din soluţia solului. Radicalul bicarbonic (CO_3H^{-}) acţionează în cantitate mică şi de aceea rădăcina excretă mulţi radicali organici liberi de la acizii malic, succinic şi aminoacizii solului. De asemenea, se mai folosesc ca solubilizanţi acizii

minerali puternici (HCl, HNO_3 , H_2SO_4) formați în sol ca urmare a absorbției selective a ionilor minerali din sărurile fiziologic acide [$(NH_4)SO_4$, NH_4Cl şi chiar din NH_4NO_3].

4.4. Excreția substanțelor de către plante

Numeroase experiențe au arătat că plantele elimină (excretă), mai mult spre sfârşitul perioadei de vegetație, elemente minerale absorbite anterior, precum şi o serie de substanțe organice, ca: acizi organici, glucide, proteine cu structură simplă, vitamine, hormoni, enzime. În jurul rădăcinii plantelor se creează o zonă de influență, de atragere a microorganismelor, zonă ce a primit denumirea de rizosferă şi care cuprinde patru subzone: radiculară, periradiculară, rizosfera propriu-zisă şi edosfera.

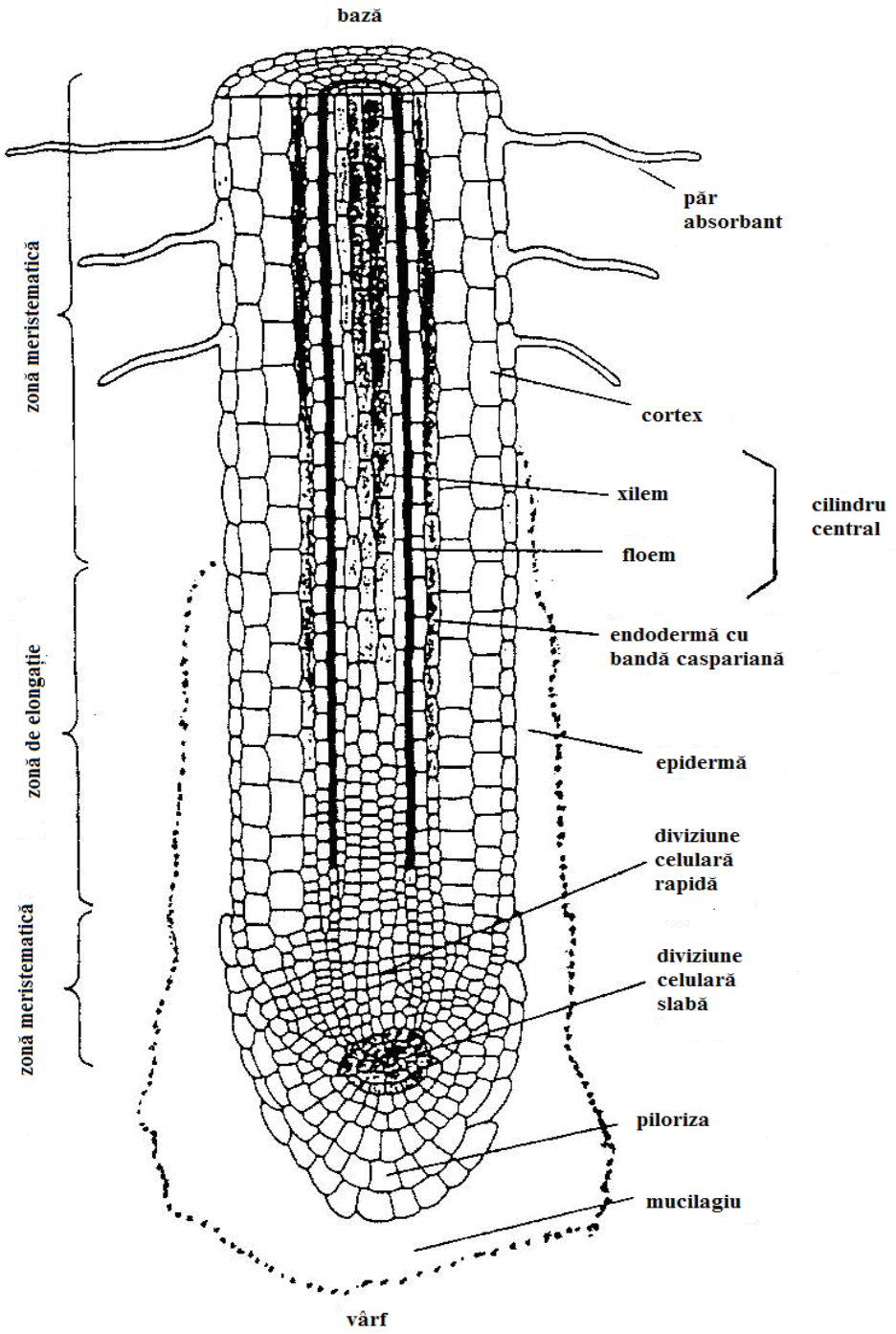


Figura nr. 36 - Secțiune longitudinală prin zona apicală a rădăcinii (d. Taiz, 1998)

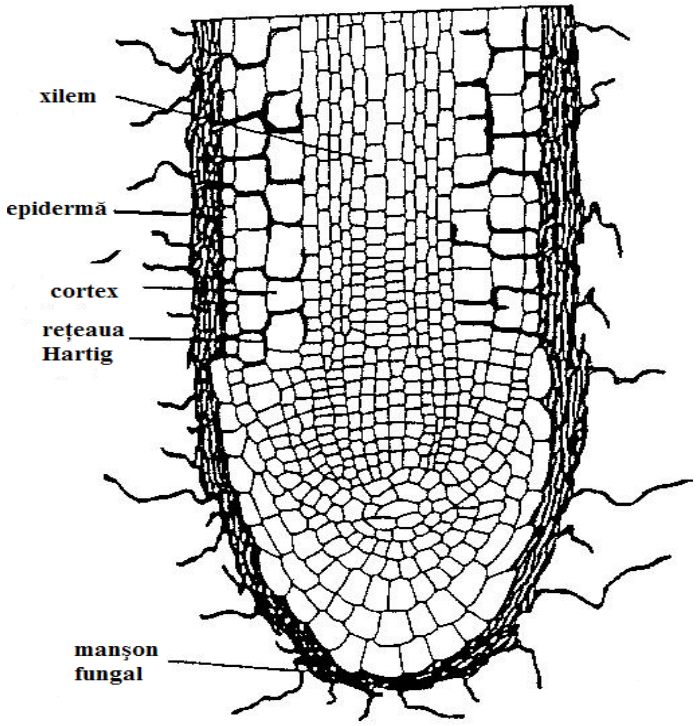


Figura nr. 37 - Rădăcină infectată cu micoriză ectotrofă (d. Taiz, 1998)

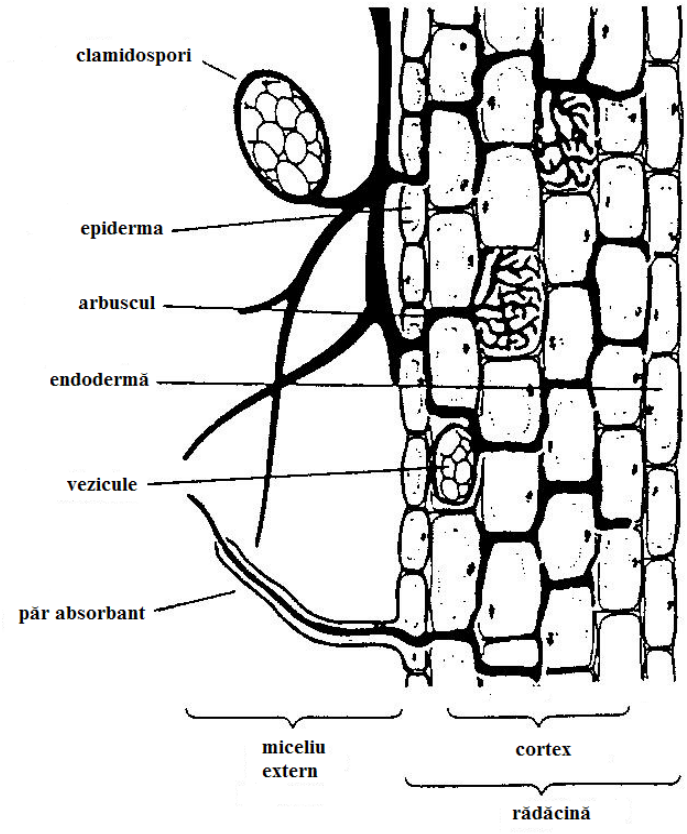


Figura nr. 38 - Secțiune prin rădăcina unei plante ce prezintă micoriză endotrofă (d. Taiz, 1998)

Numărul bacteriilor: la o depărtare de 10-15cm de rădăcină numărul de bacterii din sol a fost de 256 milioane/g sol; în imediata apropiere de rădăcină, numărul bacteriilor a crescut la 1299 milioane/g sol; la 1 g răzătură de rizodermă au fost 5,1 miliarde de bacterii la 1 g sol.

Rizosfera creată de exudatele plantelor ce atrag microorganismele prin chemotactism este un mediu ecologic deosebit de restul solului.

Microflora rizosferei, mai ales cea de la leguminoase, produce acizi organici (de exemplu, acid cetoglutaric) folosiți ca solubilizanți pentru fosforite şi silicați. Aceşti acizi organici fixează cationii sub formă de chelați şi reduc spălarea lor în adâncime, mărind disponibilul de elemente asimilate de către plantele cultivate.

Prezența ciupercilor în microflora rizosferei facilitează procesele de descompunere a resturilor vegetale cu amidon şi celuloză, obținându-se substanțe organice cu moleculă simplă, chiar acizi organici prin care se poate regla pH-ul solului şi proporția dintre bacterii şi ciuperci.

La marea majoritate a plantelor, microflora este specifică; exemplu, în zona radiculară a unei plante leguminoase se găsesc alte microorganisme față de rizosfera muştarului sau a ovăzului.

Rădăcinile grâului excretă glucoză, flavone şi nucleotide, în timp ce mazărea excretă numai acizi, substanțe bioactive. Mazărea excretă o cantitate mult mai mare de aminoacizi față de ovăz: mazărea şi în general leguminoasele excretă frecvent biotină, acid pantotenic şi niacină, mai rar riboflavină şi tiamină.

Excreția substanțelor diferite de către plantele superioare este în funcție de specie (cel mai mult excretă leguminoasele, foarte puțin gramineele), ar şi de faza de vegetație. În general, capacitatea de excreție a plantelor creşte după faza de înflorire.

La sfârşitul perioadei de vegetație plantele desorb cea mai mare cantitate de ioni minerali, aceasta datorită îmbătrânirii coloizilor protoplasmatici şi scăderii capacității lor de reținere a ionilor. De aceea, precipitațiile de la sfârşitul perioadei de vegetație ,,spală" plantele, antrenând cantitați importante de ioni minerali. Astfel de situații sunt foarte păgubitoare pentru calitatea furajelor şi a fructelor. În aceste condiții grâul elimină la maturitate ioni de K^+, Ca^{++} şi Mg^{++}, iar frunzele viței de vie elimină ioni de K^+ şi Ca^{++} în cantități apreciabile.

4.5. Factorii ce influențează absorbția elementelor minerale în plante

Valența ionilor. S-a constatat că, în general, prin citomembranele vegetale pătrund uşor ioni cu valență mică. Ordinea de pătrundere pentru cationi este următoarea: $NH_4^+ > K^+ > Na^+ > Ca^{++} > Mg^{++} > Al^{+++} > Fe^{+++}$; iar pentru anioni: $NO_3^- > Cl^- > SO_4^{2-} > PO_4^{3-}$.

Selectivitatea membranelor. Prin membranele celulare, dar mai ales prin cele palsmatice (plasmaleme şi tonoplastul), ionii minerali pătrund gradat, selectiv. Aceasta este în funcție de cantitățile preluate de ioni în interiorul citoplasmei, şi de cerințele plantelor pentru diferiți ioni minerali din soluția solului. S-a constatat că selectivitatea

plasmatică pentru ionii minerali creşte până în faza de maturitate a plantelor (la formarea fructelor şi seminţelor), apoi celulele bătrâne au selectivitatea foarte redusă.

Vârsta. La celulele în creştere este stimulată absorbţia ionilor direct şi indirect. La înmulţirea celulelor, dar mai ales în timpul creşterii prin alungire (întindere) a celulelor, creşterea vegetativă a plantelor este însoţită permanent de o intensificare a absorbţiei şi acumulării elementelor minerale în celule. Reducerea ritmului de creştere se corelează direct cu scăderea absorbţiei ionilor minerali în plante.

Specia. Dintre plantele cultivate leguminoasele au mare capacitate de a absorbire a ionilor bivalenţi (Ca^{++} , Mg^{++}), iar gramineele a ionilor monovalenţi (K^{+} , Na^{+}), aceasta datorându-se capacităţii mari de schimb ionic. Cu valori mai mari ale acestei capacităţi de schimb se mai înscriu şi alte plante cultivate (porumb, ovăz, tomate).

Concentraţia soluţiei solului. Există o adaptare a plantelor de a absorbi în general mai mulţi ioni când soluţia externă este mai diluată. Aceasta deoarece soluţia solului are concentraţie mică, marea majoritate a ionilor minerali fiind absorbită pe micelele coloidale ale solului şi astfel este creată posibilitatea unui schimb direct de ioni. Pătrunderea ionilor este mai redusă când soluţia externă este mai concentrată. De aceea aplicarea dozelor mici de îngrăşăminte pe parcursul perioadei de vegetaţie (fertilizare fazială) este mai eficace decât îngrăşarea masivă nefracţionată.

Reacţia solului. Pentru absorbţia ionilor minerali, plantele au nevoie de un pH cuprins între 5 şi 8 (tab.2) ; pH-ul acid scade absorbţia ionilor şi mai ales a cationilor, ceea ce arată că anionii se absorb bine la un pH slab acid, iar cationii la un pH slab bazic.

Tabel nr. 2

Valoarea pH necesară absorbţiei elementelor minerale la diferite plante cultivate

Specia	pH	Specia	pH
Grâu	6-8	Varză roşie	7-8
Ovăz	5-6	Ridiche, sparanghel, salată, toame	6-7
Orz	7-8	fasole, gulie, morcov, spanac, praz, ţelină	6,5-7,5
Porumb	6-8	Agriş	4,5-4,8
Lupin galben	5-6	Gutui	7
Mazăre	7-8	Măr	6,5-7,5
Castravete	6-7	Păr	7
Conopidă	7-8	Piersic	7
Varză	6-7	Citrice	5-6
		Măr (soiuri nordice)	7-7,3

De aceea, creşterea plantelor pe soluri acide este normală numai atunci când se calcarizează solul (ioni de Ca^{++}), mai ales la plante sensibile la aciditatea mediului, ca : grâul, trifoiul, orzul, sfecla pentru zahăr, inul. Nu acelaşi efect îl are prezenţa, în astfel de soluri a altor cationi, ca de exemplu, Al, Fe, Mn, mai ales în stare mobilă, care devin toxici şi fixează ionii favorabili creşterii palntelor (calciu, magneziu, molibden, fosfor). Unele elemente minerale, aşa cum sunt microelementele se absorb greu la pH peste 7

În legătură cu valoarea pH trebuie lămurite noţiunile de *alcalinitate* şi *aciditate fiziologică* a sărurilor minerale. Sărurile, din punct de vedere chimic, sunt substanţe neutre, dar considerate ca surse de nutriţie cu cationi şi anioni devin fiziologic cu o reacţie acidă sau bazică. Când datorită absorbţiei selective a ionilor planta absoarbe dintr-o sare (îngrăşământ) mai întâi cationul, sarea devine fiziologic activă:

$$(NH_4)_2SO_4 \rightarrow \underset{I}{2NH_4^+} + \underset{II}{SO_4^{2-}}$$

Când, din contră, anionul este absorbit întâi, sarea (îngrăşământul) are reacţie fiziologică bazică:

$$KNO_3 \rightarrow \underset{II}{K^+} + \underset{I}{NO_3^-}$$

La sărurile fiziologic acide rămâne în sol o cantitate mai mare de anioni ce acidifică solul şi de aceea pe solurile podzolice, acide nu se aplică îngrăşăminte cu azot amoniacal decât după corectarea pH solului cu amendamente. Sărurile fiziologic bazice măresc pH solului, reacţia devine alcalină, deoarece din astfel de săruri minerale rămâne în sol o cantitate mai mare de cationi.

Oxigenul. Solurile afânate, oxigenate, cu un raport optim apă-aer sunt cele mai favorabile pentru absorbţia ionilor în plante. Această influenţă se datoreşte faptului că O_2 din sol măreşte respiraţia rădăcinilor şi pătrunderea ionilor minerali dintre care unii, cum sunt cei de azot, se pot metaboliza în mare parte în celulele radiculare.

S-a constatat că o aerisire redusă a solului scade capacitatea de sinteză a proteinelor în rădăcini. În legătură cu concentraţia de O_2 din sol s-a constatat că rădăcinile pot rezista până la reducerea acestuia de 2-3%. În schimb creşterea presiunii oxigenului chiar până al 100% nu modifică absorbţia ionilor

Temperatura. Absorbţia ionilor minerali în funcţie de temperatură prezintă anumite limite. Absorbţia începe la 2-4^{0}C, se intensifică până la 18-32^{0}C, pentru a înregistra maximul la 40^{0}C şi apoi încetează. Această creştere cu temperatura se explică prin permeabilitatea sporită a protoplasmei celulare la temperaturi mai mari şi reducerea la valori mult prea ridicate, ce sunt în legătură cu o accentuată scădere a activităţii enzimatice şi în cele din urmă cu coagularea citoplasmei la peste 45^{0}C.

La plantele mezofile, din zona temperată, optimul termic este de 20-25^{0}C, iar la plantele termofile (castravete, pepene, dovleac) acest optim este de 30^{0}C.

Temperatura scăzută afectează mai mult pătrunderea anionilor. Experimentele cu izotopi radioactivi au dovedit că la temperaturi joase (+ 6^{0}C) plantele absorb de trei ori mai mulţi cationi decât anioni şi de două ori mai mulţi anioni de fosfor decât de azot (NO_3^-).

Diferenţele de temperatură din zona rădăcinii sau din jurul părţii supraterestre a plantelor modifică absorbţia ionilor numai când temperatura din zona radiculară are valori nefavorabile absorbţiei.

Valorile termine scăzute afectează şi transportul ionilor din rădăcină spre tulpină şi frunze, ceea ce se explică prin scăderea activităţii enzimelor care participă la transportul şi schimbul de ioni, a permeabilităţii citomembranelor şi, în final, predominarea, în pătrunderea ionilor, a fenomenelor fizice de difuziune şi adsorbţie

Lumina. Permeabiliatea membranelor şi a citoplasmei este mai mare la lumină. Acţiunea luminii este indirectă, prin aceea că substanţele produse prin fotosinteză constituie substratul organic al respiraţiei, din care celulele vegetale îşi procură energie metabolică necesară absorbţiei active a ionilor.

Condiţii de sol. Absorbţia ionilor minerali este optimă la o capacitate capilară de 70-80%. Humusul din sol, prin componentele sale, acizi huminici şi substanţe biostimulatoare hormonale (auximone) favorizează absorbţia minerală a plantelor.

Antagonismul ionic. Soluţia cu o singură sare dizolvată în ea este toxică. Când conţine mai multe substanţe devine nutritivă, aşa cum este în realitate soluţia solului. Aici, graţie antagonismului ionic se crează condiţii favorabile absorbţiei ionilor minerali.

Pentru unele plante de cultură au fost chiar precizate asemenea aspecte. Astfel, la porumb, K conţinut de frunze scade la aplicarea $(NH_4)_2SO_4$. În alte cazuri, prezenţa în cantitate mare a K^+ în plante scade capacitatea de absorbţie pentru alţi ioni (Ca^{++} , Mg^{++}), iar în solul bogat în calciu scade absorbţia de K^+ şi Fe^{+++}.

Cantitatea de ioni de Ca din celule este direct proporţională cu aceea de ioni nitrici (NO_3^-). Ionii de NH_4 în exces inhibă absorbţia ionilor de K^+, Ca^{++} , şi mai puţin de Mg^{++}. Cantitatea de ioni de Mn^{++} şi Zn^{++} din celule este micşorată când în soluţia externă predomină PO_4^{--} . În absenţa fosfatului nu este absorbit ionul nitric, iar în absenţa NO_3^- nu se absoarbe K^+.

Dacă doi sau mai mulţi ioni din mediu au aceeaşi sarcină electrică se observă un efect de antagonism, ce explică pătrunderea diferenţiată a ionilor, datorită concurenţei dintre ei pentru substanţele şi locurile transportoare şi fixatoare din citomembranele plasmatice. Cercetările au evidenţiat marcante acţiuni de antagonism, şi anume K/Na, K/Ca, H/Ca, Fe/Mn, K/Mg. În afară de antagonismul K/Mg, fenomenul este mai evident între ionii cu valenţă diferită.

4.6. Absorbţia elementelor minerale prin frunze (nutriţia extraradiculară)

Plantele au capacitatea de a absorbi prin organele aeriene substanţe nutritive sub formă de soluţii.

Practicarea acestui mod de nutriţie s-a extins foarte mult, datorită faptului că elementele nutritive sunt mai repede absorbite. Efectul maxim al nutriţiei extraradiculare este în timpul înfloritului şi al formării fructelor. În faza creşterii intense a plantelor, când cerinţele de substanţe nutritive sunt mari, când aplicarea lor în sol ar întârzia aprovizionarea plantelor cu substanţele necesare.

Modul cum sunt absorbite elementele prin frunze, mobilitatea în plante şi metabolizarea lor sunt probleme bine cunoscute. Există procese metabolice rapide care pot fi de adsorbţie, adsorbţie- schimb sau procese metabolice dependente de respiraţie.

Elementele prezintă grade diferite de absorbţie, iar mobilitatea lor este, de asemenea variabilă (tab. 3).

Tabelul nr. 3

Ritmul de absorbţie şi mobilitatea elementelor aplicate pe frunze

Absorbția	Mobilitatea
Rapidă Uree Rubidiu Sodiu Potasiu Clor zinc	**Mobil** Uree Rubidiu Sodiu Potasiu Fosfor Clor Sulf
Moderat Calciu Sulf Bariu Fosfor Mangan Bor	**Parțial mobil** Zinc Cupru Mangan Fier Molibden Bor
Încet Magneziu Stronțiu Cupru Fier Molibden	**Imobil** Magneziu Calciu Stronțiu Bariu

Azotul poate fi aplicat prin frunze sub mai multe forme, ureea fiind una din formele cele mai folosite.

Se recomandă ca ureea să se administreze la speciile pomicole după recoltarea fructelor sau toamna târziu , puțin înainte de căderea frunzelor, prin stropiri cu soluții conținând 4-5% uree. Stropitul cu sulfat de amoniu şi azotat de potasiu aplicate cerealelor au sporit conținutul de proteină din boabe şi au mărit producția.

Fosforul se aplică prin frunze cu rezultate favorabile la sfecla pentru zahăr, la pomii fructiferi şi specii legumicole, mai ales când temperatura solului este scăzută, iar absorbția radiculară mult frânată.

Potasiul (K_2SO_4), aplicat sub formă de soluții de săruri pe frunze, este repede absorbit şi translocat, dând sporuri importante de producție de cartof şi pomi.

Magneziul a dat bune rezultate prin aplicarea lui sub formă de soluții la măr, viță de vie, tomate, pepeni, țelină.

Fierul, dat ca $FeSO_4$, a sporit producția la soia şi recoltele de sfeclă pentru zahăr, fasole, cartof.

Mare eficiență au dovedit şi stropirile cu soluții de calciu, sulf, sodiu, clor, zinc, mangan, cupru, bor şi molibden.

În ultimul timp, fertilizarea foliară, pentru suplimentarea celei radiculare, a devenit o metodă tehnologică mult răspândită la pomi, vița de vie, legume şi chiar plante din culturile de câmp. Ea se asociază cu aplicarea insectofungicidelor, a ierbicidelor şi biostimulatorilor, obținându-se sporuri importante de producție.

4.7. Ritmul de absorbție a elementelor minerale

Procesul de nutriție al organismului vegetal decurge în tot timpul perioadei de vegetație, dar intensitatea absorbției substanțelor nutritive are un ritm foarte diferit. Plantele se deosebesc între ele atât în privința ritmului de nutriție, cât şi prin durata perioadei de vegetație.

În legătură cu consumul substanțelor nutritive, se deosebesc la plante noțiunile de moment critic şi consum maxim.

Moment critic al nutriției este când insuficiența sau lipsa substanțelor minerale are o acțiune foarte dăunătoare asupra creşterii şi dezvoltării ulterioare.

Consumul maxim este când plantele iau din sol cantitatea cea mai mare dintr-o anumită substanță. La cele mai multe plante, unele substanțe nutritive sunt absorbite până la înflorire.

Momentele critice apar de obicei în primele faze de vegetație, iar consumul maxim corespunde cu fazele mai târzii. La plantele anuale timpurii (orz de primăvară), aceste momente sunt mai apropiate. La alte plante, ca pomi şi viță de vie, momentul critic şi de consum maxim se plasează la mijlocul ciclului anual de vegetație. La cereale păioase (grâu, secară), perioada nutriției durează aproximativ 6 luni; momentul critic este la înfrățire, iar consumul maxim la înfrățire, împăiere şi înspicare, când se absorb aproximativ 70% din azot, fosfor şi potasiu. Se poate aprecia că la grâu, în fazele timpurii de vegetație, predomină consumul de azot, apoi cel de potasiu. La înspicare predomină din nou consumul de azot.

La cerealele de primăvară, momentul critic al nutriției este tot la înfrățit, iar consumul maxim în faza de burduf şi se menține până la înspicare. Eficiența maximă este la începutul formării paiului. La porumb, sfeclă pentru zahăr, viță de vie şi pomi asimilarea substanțelor nutritive se produce într-un timp îndelungat, însă cea mai mare cantitate de azot, fosfor, potasiu se absoarbe în prima parte a perioadei de vegetație. Magneziul şi calciul se consumă în tot cursul perioadei de vegetație.

4.8. Rolul fiziologic al elementelor minerale

Deşi acțiunea fiecărui element din corpul plantei se manifestă numai în interdependență cu alte elemente, se poate arăta că rolul fiziolog al diferiților anioni şi cationi este apreciat după participarea lor în sistemele funcționale din celulă şi după funcțiile specifice pe care le exercită în doze normale, carență sau în exces.

4.8.1. Rolul macroelementelor

Macroelementele acumultate în plante în doze mai mari, de 10^{-2} M, sunt absorbite de plante atât sub formă de anioni (N, P, S, Si, Cl), cât şi sub formă de cationi (K, Ca, Na, Fe, Mg, Al).

Azotul. Azotul este unul dintre elementele fundamentale ale vieții plantei. Necesarul de azot al diferitelor specii de plante este variabil; astfel, sfecla pentru zahăr, cartoful, cânepa, varza, tomatele, cerealele necesită mari cantități de azot.

Absorbția azotului are loc în tot cursul perioadei de vegetație, dar fiecare specie cultivată are perioade critice specifice, cum ar fi la cereale înfrățitul şi împăierea, la sfecla pentru zahăr formarea aparatului foliar, la pomi legarea florilor etc.

Sursele de azot pentru plante. Plantele pot absorbi azotul sub formă organică, iar unele sub formă de azot molecular.

Dintre substanţele organice, ureea este bine absorbită prin rădăcini şi frunze şi transportată în plante sub formă amidică. Aminoacizii sunt, de asemenea, surse utilizabile de azot pentru multe plante agricole.

Cele mai importante surse de azot sunt însă formele anorganice, nitrică şi amoniacală, bine absorbite prin rădăcini şi prin frunze. Plantele au o preferinţă faţă de o formă sau alta, care se poate modifica în cursul perioadei de vegetaţie; în faza de tinereţe plantele utilizează mai mult cationul NH_4, iar în faze mai înaintate de vegetaţie anionii NO_3 şi NO_2.

Absorbţia de către plante a ionilor NO_3- sau NH_4^+ este în dependenţă de pH solului, factor cu importanţă mai ales în absorbţia de NH_4^+. Anionul NO_3^- este mai indicat pentru solurile mai acide, iar cationul NH_4^+ pentru cele neutre. La pH alcalin sărurile de amoniu pot favoriza, prin descompunerea lor, acumularea de NH_3 care este toxic pentru plante şi îndeosebi inhibă germinaţia seminţelor.

Pentru unele plante NH_4 este sursa cea mai bună de azot (cartof, orez, in), dar alte specii (ovăz, orz, sfeclă pentru zahăr) preferă azotul nitric. Absorbţia de NH_4^+ favorizează o metabolizare mai rapidă a azotului prin fixarea lui de către acizi organici specifici cu formare de aminoacizi, proces caracteristic plantelor cu un conţinut mare de acizi organici. Absorbţia de NO_3^- implică procese de reducere, care pot avea loc în frunze şi în rădăcină, cu acţiunea unor enzime specifce fiecărei trepte de reducere:

Pentru reducerea nitraţilor este necesar H^+, care provine din fotoliza apei. Rezultă deci că sunt necesare reacţii fotochimice, precum şi acelea de fosforilare, fapt ce explică prezenţa factorului lumină în formarea substanţelor proteice.

Acţiuni specifice. Cea mai importantă utilizare a azotului în metabolismul plantei este formarea aminoacizilor. Aceştia sunt acizi cu o grupare aminică substituită unui atom de carbon adiacent la o grupare carboxilică.

Mecanismul reacţiei prin care se formează aminoacizii este acela dintre NH_3 şi un alfa-cetoacid care, prin aminare reductivă, duce la formarea aminoacidului corespunzător.

O altă reacţie este aceea de carboxilare a aminoderivaţiilor. Astfel are loc carboxilarea alfa-aminobutiric, cu formarea acidului glutamic catalizată de enzima decarboxilaza glutamică.

Formarea aminoacizilor poate avea loc şi prin reacţii de transaminare sub acţiunea unor enzime transaminaze, larg răspândite în toate ţesuturile plantelor mai ales în rădăcini.

Doi aminoacizi pot condensa întreaga grupare carboxilică a unuia dintre aminoacizi şi gruparea aminică al celuilalt rezultând o legătură peptidică. Când se leagă doi aminoacizi rezultă o dipeptidă, iar când se leagă un mare număr de aminoacizi ia naştere o proteină.

Biosinteza substanţelor proteice se realizează în ribozomi, în cloroplaste ca şi în mitocondrii. În frunze, energia necesară proteosintezei provine de la soare, iar în alte organe nefotosintetizante, energia necesară provine din oxidările glucidelor.

Substanţele proteice se găsesc în plante într-o stare dinamică. Ele se formează mai intens în frunzele tinere de unde sunt translocate în alte organe. Sub influenţa enzimelor endopeptidaze are loc descompunerea substanţelor proteice în aminoacizi, formă sub care migrează spre locurile de acumulare şi unde are loc resintetizarea lor.

Substanţele proteice depuse în seminţe sunt hidrolizate în timpul germinaţiei prin acţiunea enzimelor proteolitice. Aminoacizii proveniţi din această hidroliză sunt conduşi spre organele în curs de creştere şi servesc la biosinteza substanţelor proteice specifice organelor respective. Ca urmare a hidrolizei proteinelor pot fi eliberate grupările aminice care se pot transforma în amoniac sau pot reacţiona cu aminoacizii (acidul asparagic şi glutamic), formând amide (asparagina şi glutamina) netoxice pentru plante.

Simptome de carenţe şi exces. La insuficienţă de azot, plantele rămân mici, frunzele sunt de un verde-deschis, chiar galbene, simptom ce apare mai întâi la frunzele bătrâne.

În exces, azotul prelungeşte perioada de vegetaţie, micşorează rezistenţa plantelor la cădere, ger, boli şi dăunători.

Fosforul. În viaţa plantelor fosforul este un element deosebit de impotant, cu funcţii specifice de a intra în compoziţia structurilor celulare şi de transportor de energie. Fosforul este absorbit de rădăcinile plantelor sub formă de ioni PO_4^{3-}, translocaţi în tulpini, de unde ajung în întreaga plantă.

Fosforul anorganic este foarte repede încorporat de plante după absorbţia sa şi legat de moleculele organice.

Fosfolipidele prezintă cel mai important constituient cu fosfor care intră în componentele celulare; sunt esteri ai acizilor glicerofosforici, cele mai întâlnite fiind lecitina şi cefalina. Datorită caracterului lor bipolar (baza glicerică este hidrofobă, iar grupul fosfat este hidrofil) se pot orienta între suprafeţe, funcţionând ca o verigă de legătură între structurile celulare hidrofile şi hidrofobe. Aceasta este cea mai importantă funcţie în organismul plantelor, mai ales în membranele celulare (tonoplast, plasmalemă, membranele cloroplastelor). Ele pot apărea şi sub formă dispersă, asemănător grăsimilor neutre, ca picături în citoplasmă, dar cea mai mare parte funcţionează ca bază a structurilor plasmatice.

Alţi esteri ai acidului fosforic sunt acizii nucleici. Aici grupul fosfat se aşază la o nucleosidă, formându-se o nucleotidă, iar legătura dintre două nucleotide, în lanţul acizilor nucleici, se realizează prin intermediul grupului fosfat.

În plante, fosforul se mai găseşte sub forma unui ester, fitina sau hexa-fosfatmezoinozitol. Fitina este sarea de Ca şi Mg a acidului fitinic, reprezentând 80% din fosforul total din seminţe şi boabe şi 2% în organele verzi. Fitina constituie o rezervă de fosfor necesar proceselor de metabolism.

Fosforul este o bază importantă de constituţie a coenzimelor (NAD, NADP, FMP).

Acţiuni specifice. Importanţa fiziologică a fosforului se manifestă mai ales în sistemul acizilor adenozinfosforici:

AMP grup fosfat ADP + grupat fosfat ATP

Pirofosfaţii formaţi prin legăturile realizate între două grupări fosfat (ADP-ATP) sunt foarte bogaţi în energie (7600 cal/mol).

Energia acumulată în ATP este folosită în toate procesele metabolice din plante: glucidic, lipidic, proteic. Producerea de energie din ATP în procesele de fosforilare se face conform reacției:

ATP ADP +P anorganic +700 cal

În procesul de fotosinteză, prezența de ATP şi $NADPH_2$ asigură fosforilarea şi reducerea acidului 3-fosfogliceric formându-se aldehidă fosfoglicerică, reacția care necesită o cantitate mare de energie, pusă în libertate prin oxidarea $NADPH_2$ şi reducerea ATP în ADP + P.

Sinteza polipeptidelor, ca şi sinteza lipidelor se realizează cu ajutorul energiei de la ATP.

În glicoliză au loc reacții care reclamă prezența fosforului: fosforilarea hexozelor; oxidarea triozofosfatului la acid difosfogliceric care ulterior formează acidul fosfogliceric; fosforilarea unei molecule de ADP la formarea acidului piruvic. În ciclul Krebs au loc trei reacții de fosforilare, în care intermediarii donează fosfat la ADP.

Simptome de carență. În lipsa fosforului plantele rămân mici, frunzele se răsucesc, iar pe ele apar pete violet-roşcate. Plantele rămân în continuare verzi, dar peţiolii şi zonele din vecinătatea nervurilor se colorează în roşu, datorită formărilor glucosizilor antocianici, prin blocarea glucidelor solubile. La pomi, carența de fosfor reduce creşterea mugurilor de rod, iar fructele cad prematur. La măr, frunzele rămân mici, cu vârful purpuriu.

Simptomele lipsei de fosfor sunt numeroase, datorită multiplelor sale funcțiuni precum şi stării fiziologice a plantelor. În general, pe frunzele bătrâne se constată efectul carenței.

Sulful. Este absorbit de plante din sol sub formă de ioni de SO_2 din aer. Urmează o transformare în substanțe oragnice legate sub formă redusă (R- SH); ca grupare disulfit (R-S-S-R) în sulfuri de alil şi cistină; ca rodamit (R-N =C =S) în semințele de muştar şi hetorociclii cu sulf: aneurina şi biotina.

Formele din plante. Aminoacizii cu sulf (cistina, cisteina şi metionina), ca şi proteinele cu sulf, reprezintă cea mai importantă încorporare a sulfului în substanțe organice. Aproape jumătate din sulful organic se găseşte în metionină, iar restul participă la formarea cisteinei, cu rol în formarea legăturilor polipeptidice. De asemenea, punțile sulfit (R-S-S-R) sunt un important element în construcția scheletelor proteice.

Acțiuni specifice. Cisteina şi cistina au rol bine cunoscut în procesele de oxidoreducere, prin grupele disulfit (-S - S) care pot primi sau ceda hidrogenul. Acest sistem lucrează analog cu nicotinamidadenin dinucleotidul (NAD, NADP) sau cu flavinmononucleotidul (FMN), care se pot reduce prin primirea de hidrogen şi se pot oxida prin pierderea acestuia. Gruparea disulfit a glutationului oxidat poate fi redusă în ciclul lui Krebs, reacție reversibilă ce se face cu multă uşurință şi în mod continuu în celula vie. O altă importantă legare a grupării SH este la coenzima A. În acest caz se formează o legătură cu un acetat sub influența ATP, din care rezultă o legătură a acetilului foarte bogat în energie ce poate fi transportată pe alte molecule. Această acetilare constituie principiul formării acidului citric în ciclul Krebs.

Tiamina intervine în decarboxilarea acidului piruvic producându-se o acetaldehidă activă care este hidroxietilamina. Reacția este importantă în formarea pentozelor din acizii ribonucleici în fotosinteză. Biotina acționează ca transportor de CO_2 în reacția de carboxilare.

Simptome de carență. Carența de sulf se aseamănă foarte mult cu aceea a azotului; plantele rămânând mici şi rigide. Frunzele sunt galbene, în parte slab colorate în roşu.

Carența de sulf duce la o creştere a azotului solubil (amoniacal, nitric, aminic, amidic) şi la o încetinire a formării substanțelor proteice. În boabele de grâu creşte conținutul de acid aspartic şi scad ceilalți aminoacizi esențiali. În plantele leguminoase, carența de sulf are efect negativ asupra formării nodozităților pe rădăcini.

La grâu, simptomele apar mai întâi la frunzele bătrâne sub forma îngălbenirii şi a îmbătrânirii premature.

Conținutul citric de sulf din plante este considerat la valoarea de 1-1,5 mg/g substanță uscată (tab. 4)

Tabelul nr. 4

Conținutul de sulf din plante la nivelul carenței şi a unei bune aprovizionări mg/S/g substanță uscată

Specia	Carență	Bună aprovizionare
Fasole pitică (frunze şi tulpini)	1,35	2,83
Fasole urcătoare (frunze şi tulpini)	0,95	1,55
Tomate (frunze şi tulpini)	1,05	2,17
Porumb (tulpini)	0,67	1,05
Muştar (tulpini)	1,47	5,17
Tutun	2,34	6,41
Trifoi roşu	1,31	2,41

Siliciul. Influențează asupra ritmului de creştere a plantelor. Este stimulată absorbția de CO_2 şi ca urmare se intensifică fotosinteza şi asupra rezistenței la boli şi dăunători. Mult siliciu se acumulează în frunze şi tulpini împregnând membranele celulare.

Insuficiența de siliciu duce la oprirea creşterii rădăcinii iar la ovăz şi orez înfrățirea este redusă. Frunzele plantelor sunt îngălbenite, iar din cauza dereglării circulației apei apar ofilite. Vârfurile frunzelor începe să se usuce, apar necroze, care pot avansa pe întregul limb. La castravete nu se formează fructe, plantele de fasole nu cresc, au transpirație mare, se ofilesc, rădăcinile sunt atacate de ciuperci.

Plantele carente conțin puțin, 300-800 ppm din substanța uscată. La plantele sănătoase nivelul este de 10-50 chiar 100 de ori mai mare.

Clorul. Rolul clorului asupra sistemelor enzimatice, activează citocrom-oxidaza; oxidarea citocromului C redus de către coenzima I este accelerată de prezența clorului., asupra creşterii şi stării de turgescență a plantelor, inclusiv asupra hidratării biocoloizilor din plasma vegetală. Clorul are influență asupra creşterii rădăcinii, stimulează activitatea în vârful de creştere, la plantele de bumbac şi tomate. Sfecla roşie şi sfecla de nutreț necesită un nivel mai ridicat de clor decât alte plante

Acest element stimulează biosinteza clorofilei. Absorbția oxigenului de către rădăcinile plantelor este influențată favorabil de clor.

La concentrații prea mari în plante, clorul poate avea o influență negativă. Specii de plante ca: fasolea, cartoful, castravetele, tomatele, vița de vie, tutunul, pomii sunt clorofobe, în timp ce sfecla, ridichea, țelina preferă doze mai mari de clor.

Insuficiența de clor se manifestă prin ofilirea plantelor, oprirea creşterii, ruperea cu uşurință a rădăcinilor, care devin în general mici. Frunzele prezintă desene clorotice, care mai târziu devin galbene. Carența apare mai întâi pe frunzele tinere. La tomate începe ofilirea de la vârful frunzelor, apar pete de bronz apoi necroze. La carențe puternice nu se formează fructe.

Carențe de clor apar când în plante nivelul este sub 170-280 ppm din substanța uscată. Conținutul critic este la 110-180 ppm.

Potasiul. Dintre toate elementele potasiul este principalul macroelement – cation care se găseşte în plante în cantitatea cea mai mare. Rolul lui în creşterea şi dezvoltarea plantelor este bine stabilit.

Absorbția potasiului de către plante se face printr-un mecanism pasiv (difuzie, flux de apă) sau activ, implicând procese metabolice. Se consideră o bună aprovizionare a plantelor cu acest element când 2% din capacitatea de schimb de ioni ai solului este saturată cu potasiu. Absorbția potasiului poate fi considerabil împiedicată de prezența ionilor de Ca, Mg şi Na după cum şi potasiul poate stânjeni absorbția acestora.

Predomină în organele tinere, în țesuturile meristematice. O mare parte a potasiului se găseşte sub formă de ioni adsorbiți, iar prezența sa în structurile organice este greu de semnalat.

Acțiuni specifice. Potasiul are un rol important în formarea biocoloizilor şi asigură hidratarea lor, ceea ce este hotărâtor pentru activitatea enzimelor din plante. Se cunosc, în prezent, peste 40 de enzime activate de acest cation. Această activare constă în legarea unei valențe a enzimei de K^+ cealaltă fiind saturată cu Mg şi ATP.

Importanța potasiului în menținerea organizării celulei, hidratarea şi permeabilitatea ei; reduce consumul de apă al plantelor, mărind astfel rezistența lor la secetă.

În procesul de fotosinteză potasiul favorizează fosforilarea şi determină convertirea energiei luminoase în energie chimică. Acționează ca activator asupra reacțiilor chimice ale fenomenelor, iar ulterior influențează şi asupra conținutului de clorofilă, a cărei biosinteză o activează.

K^+ este prezent la suprafața cloroplastelor de unde în timpul fotosintezei pătrunde în interiorul lor, acționând ca activator.

S*imptome de carență.* În lipsa potasiului creşte activitatea amilazei, zaharazei, glucosidazei, galactosidazei, pectinazei şi a proteazei, astfel că în plante conținutul de glucide şi de substanțe proteice este mai mic. Suplimentarea cu K^+ duce la un conținut mai mare în plante a substanțelor din aceste grupe.

Lipsa potasiului produce o perturbare în metabolismul proteinelor, acumulându-se în plante aminoacizi liberi şi amide. Carența de potasiu determină o slabă turgescență a plantelor, acestea apărând ofilite. Pe frunzele bătrâne apar cloroze şi necroze. Contrar lispei de Mg, cu ale căror simptome de carență se aseamănă, necrozele apar la marginea limbului, care devin brune şi se răsucesc. Simptomele apar mai întâi la frunzele bătrâne. Frunze de porumb şi de măr cu arsuri pe margine provocate de carența de potasiu.

În fazele timpurii carența de K^+ determină închircirea plantelor, cu pronunțată scurtare a internodurilor şi căderea plantelor.

Un indiciu important pentru pomi, în ceea ce priveşte diferența dintre simptomele carenței de K^+ şi Mg, este acela al mărimii frunzelor. La o insuficiență de potasiu creşterea frunzelor este oprită timpuriu, comparativ cu aceea provocată de insuficiența de Mg. Speciile pomicole pierd frunzele mai repede în cazul insuficienței de Mg, decât în cazul celei de K.

La vița de vie s-a observat că intensitatea lipsei de K poate determina simptome diferite: insuficiența mare duce la căderea florilor, strugurii nu se mai formează, iar la o insuficiență nu prea accentuată frunzele au o colorație violetă- albăstruie.

La tomate, la cel mai scăzut nivel de potasiu simptomele sunt puțin evidente pe frunze, dar fructele sunt puternic afectate, mai ales în ceea ce priveşte colorarea. Pe fructe apar zone de țesuturi care rămân verzi sau galbene, pete de ,, ceară,, , datorate unei incomplete colărări. Prezența spațiilor cu aer în interiorul fructelor ca şi conturul unghiular al fructului sunt indici ai lipsei de potasiu.

Conținutul de potasiu din frunzele plantelor cu carențe este de multe ori sub 10mg/g substanță uscată, pe când în plantele bine aprovizionate conținutul este de 15-50mg.

Sodiul. Este un element absorbit mai lent comparativ cu alți cationi, încât nivelul lui în plante are valori mici. La diferite specii de plante o puternică acumulare de Na în rădăcini, comparativ cu organele aeriene unde conținutul a fost mai mic. Absorbția şi transportul diferențiat de sodiu la plante se datoresc prezenței în cantitate mică sau mai mare a purtătorilor specifici de Na.

Acțiuni specifice. Rolul fiziologic al sodiului se constată mai ales în reducerea transpirației. S-a demonstrat că sodiul măreşte rezistența la ofilire a plantelor, intervine în transportul CO_2 în plante şi mobilizează circulația K şi P în plante. Din numeroase încercări de stabilire a rolului sodiului a reieşit eficacitatea acestui element în solurile sărace. În aceste condiții, sfecla roşie, spanacul, orzul, țelina, sfecla pentru zahăr, morcovul, varza au manifestat o specificitate față de nutriția de sodiu, care nu a putut fi compensată de alți cationi. Plantele halofile acumulează mult Na în mezofil. La aceste specii conținutul de Na este de 20-30 mg/g de substanță uscată, iar plantele cu cerințe mici au un conținut de 0,5-1,0 mg.

Sfecla pentru zahăr tolerează bine sodiul, care are efect favorabil asupra producției de rădăcini. Asupra leguminoaselor pentru boabe şi furaje, sodiul are efectul de a mări conținutul de azot total şi a spori activitatea bacteriilor fixatoare de azot din nodăzități.

Simptome de carență şi exces. Carența de Na se manifestă prin îngălbenirea frunzelor care rămân mai mici. La vârful lor şi pe margini apar pete albe şi necrotice. La multe plante frunzele capătă o culoare verde-închis, metalică. Simptomele carenței sunt vizibile la frunzele bătrâne.

Influența toxică a conținutului mare de Na se atribuie, acumulării în rădăcină cu efect nefavorabil asupra absorbției apei.

Se consideră că toleranța plantelor față de sodiu este în următoarea ordine:
Sfeclă > țelină > morcov > bumbac > in >ovăz > lucernă > trifoi > fasole .

Calciul. Este absorbit şi metabolizat de către plante mai lent, astfel că, de multe ori, pot apărea carenţe în calciu chiar în condiţiile unei aprovizionări corespunzătoare în sol cu acest element.

Prezenţa în plante. În plante, calciul se găseşte sub formă minerală şi organică. În combinaţii organice este prezent în vacuolă ca oxalat de calciu, în organele bătrâne, dar mai ales în membrane ca pectat de calciu, iar în protoplasmă sub formă de fitină (inozit fosfat de Ca şi Mg). Sub formă minerală umple lumenul vaselor la plantele lemnoase cu $CaCO_3$, iar mai rar este întâlnit şi ca SO_4Ca

Calciul intră în componenţa unor enzime (lipaza, esteraza, colinesteraza) sau este activator al arginazei şi dehidrogenazei.

Conţinutul de calciu din plante este cuprins între 0,5 şi 3%, conţinutul de 0,5% fiind considerat nivel critic. Cele mai mari cantităţi de calciu sunt conţinute în ţesuturile conducătoare din peţiol şi tulpină. La castravete, nivelul optim de calciu este de 4,3 mg/g de substanţă uscată; în rădăcinile de morcov 7,8 ; în frunze de morcov 21; în ceapă 17; în salată 4,3; ţelină 9,2; frunze de tomate 7,0; frunze de tutun 15,4; spanac 7,8; mazăre 23,0 mg/g .

Acţiuni specifice. Calciul influenţează favorabil creşterea rădăcinii, fiind consideraţi de mai mulţi autori elementul creşterii rădăcinii. Calciul este un stimulator al biosintezei mitocondriilor, reglează elasticitatea pereţilor celulari şi favorizează întinderea celulelor. Acest din urmă rol se manifestă până la concentraţia 0,4 ppm. Rolul calciului asupra întinderii celulelor se realizează printr-o legătură chelat de Ca-auxină, care acţionează în mecanismul creşterii în suprafaţă a membranelor. De asemenea, stimulează creşterea cambiului şi diviziunea celulelor din meristemele apicale. Calciul favorizează oxidarea citocromului C redus, precum şi reducerea NAD.

Simptomele de carenţă. Insuficienţa de calciu se manifestă printr-o creştere slabă, uscarea rădăcinilor, deformarea şi răsucirea frunzelor, uscarea mugurelui terminal. Carenţa de calciu apare cel mai frecvent la tomate, varză, morcov, tutun.

Fructele de tomate din cultura de seră pot căpăta putregaiul fructelor datorită carenţei de calciu, care poate apărea atât în cazul lipsei acestui element, dar şi în urma unei slabe absorbţii de Ca^{++} cauzată de conţinutul ridicat de K^+ şi Mg^{++}. Apare astfel boala, ca urmare a formării unei cantităţi mici de substanţe pectice în pereţii celulari. Carenţa poate fi înlăturată prin aplicarea de amendamente sau prin stropiri cu azot de calciu sau clorură de calciu 0,5-1,0%

La mere, carenţa de calciu poate reduce amăreala şi alveolare pieliţei fructelor, boală ce se combate prin stropiri repetate cu azot de calciu sau cu alte săruri de calciu (1,5%), cu 1-2 luni înainte de recoltare sau chiar după recoltarea fructelor înainte de depozitare.

La cartof, frunzele rămân mici, cu zone necrotice pe margini, reducând mult ţesutul asimilator, proces ce are ca urmare o slabă producţie de tubercului. Lipsa de calciu blochează amidonul în frunze, întrucât amilaza, care este enzimă activată de calciu, nu acţionează în hidroliza amidonului fiind astfel împiedicată migrarea lui în tubercul.

La sfecla pentru zahăr carenţa de calciu produce deformări ale rădăcinii şi necrozarea frunzelor. La trifoi, frunzele rămân mici, peţiolul se necrozează şi cad. La castraveţi, frunzele prezintă cloroza mezofilului, iar la o carenţă mai puternică se necrozează şi cad.

Magneziul. Este absorbit de plante sub formă de ioni Mg^{++} . Deşi se consideră că la un conţinut de 10-15% magneziu din totalul cationilor schimbabili nu se poate produce carenţă în acest element, concentraţiile mari de K^{+} influenţează inhibitor absorbţia de Mg^{++}. La porumb şi floarea soarelui apar simptome de carenţă chiar când magneziul se găseşte în concentraţie mare, dar şi când conţinutul de potasiu este la un nivel foarte înalt (antagonism ionic).

Circulaţia magneziului în plante este redusă, iar direcţia transportului este către organele tinere, fapt ce se deduce din concentraţiile întotdeauna mai mici de Mg din organele bătrâne comparativ cu cele tinere.

Magneziul este prezent în toate procesele fiziologice ca activator al unor enzime sau participând direct în sistemele complexe de reacţii biochimice. Ionii de magneziu influenţează hidratarea biocoloizilor din plasmă şi a substratului proteic din enzime

Mg^{++} este implicat în următoarele procese fiziologice:

- fosforilarea fotosintetică. Participarea magneziului prin contribuţia clorofilei la absorbţia luminii şi scindarea moleculei de apă ca şi rolul său de transportor de energie;
- fosforilarea ciclică este activată de Mg
- fixarea CO_2 în ribulozodifosfat necesită 3 molecule de ATP într-un proces de fosforilare activat de Mg;
- sinteza glucidelor, substanţelor proteice, acizi nucleici, grăsimi şi lipoide are loc prin reacţii de fosforilare, care necesită prezenţa Mg^{++};
- decarboxilarea oxidativă a acidului acetil-lipoic este activată de Mg^{++};
- activarea enzimei acidului citric se face de către Mg^{++};
- sinteza ATP în ciclul acidului citric din ATP şi fosfor anorganic corespunde mecanismului de reacţie a acidadenilchinazei, care encesită Mg;
- formarea gluatminei din NH_3 şi acid glutamic necesită ATP şi Mg^{++}.

De asemenea, ionii din magneziu stimulează includerea aminoacizilor în molecula proteică. În cazul carenţei de Mg sinteza proteinei este oprită prin pierderea funcţiei ribozomilor în acest proces.

O insuficienţă de Mg^{++} se observă printr-o formare mai scăzută de glucide, grăsimi şi substanţe proteice. La cartof, carenţa de Mg blochează amidonul în frunze, transportul către tuberculi fiind mult mai încetinit. La o prelungire a acestei insuficienţe frunzele se îngălbenesc, devin cenuşii şi se usucă prematur. La varză, carenţa se manifestă prin apariţia de pete întunecate. La cele mai multe dicotiledonate lipsa de Mg produce o decolorare a frunzelor bătrâne, urmată de o necrozare şi chiar o cădere timpurie.

La grâu, orz şi ovăz apar pe frunze puncte galben deschis, înşiruite pe lungimea frunzei. La o lipsă mai puternică de magneziu aceste pete devin roşcate, se rtansformă în necroze şi apoi frunzele se usucă. La porumb, insuficienţa slabă de Mg produce 2-3 dungi galbene, paralele cu nervura mediană (tigrate).

La măr, carenţa de Mg se manifestă prin defolierea lăstarilor, cu excepţia frunzelor de la vârf. Pe frunze apar necroze, apoi se răsucesc. La viţa de vie apare de la marginea frunzelor o decolorare, care continuă între nervuri. În stadiu mai avansat de carenţă în magneziu, ţesuturile pot fi distruse.

Fierul. Poate fi absorbit de plante sub formă feroasă sau ferică (Fe^{++} , Fe^{+++}), iar în ultima vreme se pune tot mai mult accentul pe utilizarea formei chelatice.

Cele mai cunoscute funcţii ale fierului sunt cele din sistemele enzimatice la alcătuirea cărora participă (hemoglobina, catalaza, peroxidaza, citocromii), fiind analog cationului Mg^{++} din scheletele porfirinice ale clorofilei.

Fierul influenţează fotosinteza, fosforilarea oxidativă şi metabolismul azotului, catalizează biosinteza pigmenţilor clorofilieni şi carotenoizi. O carenţă de fier se manifestă la plante prin cloroza frunzelor tinere, iar la o carenţă foarte puternică acestea apar albe. Există corelaţii între intensitatea carenţei de fier, conţinutul de clorofilă şi conţinutul de acizi solubili, indicând aceste valori drept indici de apreciere a gradului de aprovizionare cu Fe (tab.5).

Tabelul nr. 5

Relaţia dintre simptomele carenţei de fier, conţinutul de clorofilă, conţinutul de acizi solubili şi conţinutul de fier din frunze

Intensitatea carenţei	**Conţinutul de clorofilă (mg/l g s.u)**	**Conţinutul de acizi solubili (ppm/s.u)**	**Conţinutul de Fe (ppm/s.u)**
Frunze de păr:			
- putenic clorozate	0,17	12,4	19
- clorozate	0,25	15,6	26,9
- slab clorozate	0,34	17,0	23,6
- verzi deschise	0,61	26,7	36,4
- verzi	6,74	30,4	40,3
- verzi închise	0,89	35,7	46,9
Frunze de tutun:			
-puternic clorozate	0,24	39,6	78,9
- slab clorozate	0,51	40,0	87,0
- verzi deschise	0,74	42,1	70,2
- verzi	1,11	46,5	73,2
- verzi închise	1,54	92,7	115,0

Scăderea activităţii fotosintezei ca urmare a carenţei fierului atrage după sine scăderea conţinutului de glucide, în special al amidonului, şi de substanţe proteice.

Lipsa de Fe produce cloroza frunzelor tinere, pe când frunzele bătrâne de pe aceleaşi ramuri rămân verzi. Spre deosebire de cloroza provocată de lipsa de mangan, care apare pe frunze între nervuri, la carenţa de fier frunza este afectată în întregime.

Fosforul în exces împiedică buna aprovizionare a plantelor ce Fe, (raportul optim P/Fe este de 40-50). De asemenea, raportul Fe/Mn este considerat a fi o cauză a dereglărilor ce apar în nutriţia plantelor. La un conţinut mare de Mn apare carenţa de Fe.

În prezent, pentru corectarea carenţei de fier se folosesc chelaţii sintetici, priviţi cu mult interes. Se cunosc o serie de astfel de substanţe, cum sunt: etilen diamina tetraacetat de Fe (FeEDTA), dietilentriamina pentaacetat de Fe (Fe DTPA), acid aminopolicarboxilic de Fe (Fe APCA) şi altele.

Aluminiul. Mici doze de Al la ovăz şi porumb pot favoriza creşterea. La pH acid absorbţia altor elemente în special a K^+, este frânată de Al. Un conţinut mediu de Al în plante este considerat nivelul de 200 ppm. Frunzele acumulează cel mai mult aluminiu, nivelul fiind şi în funcţie de reacţia solului; pe solurile puternic acide se ridică conţinutul de Al al plantelor şi îndeosebi acela din rădăcină. De aici se vede slaba sa mobilitate în plante.

În caz de toxicitate rădăcinile sunt în primul rând afectate. Simptomele toxicităţii de Al se corelează cu un conţinut scăzut de fosfor, încât suplimentarea cu P îndepărtează această toxicitate. Se consideră conţinutul limită spre toxicitate valoarea de 50 ppm în substanţă uscată. Acest efect se recunoaşte prin uscarea vârfurilor frunzelor bătrâne, care poate cuprinde întreaga plantă. La cartof, partea aeriană rămâne mică, poate să moară, iar recolta de tuberculi este foarte redusă.

În horticultură se cunoaşte efectul aluminiului asupra culorii florilor, mai ales la hortensii; când conţinutul de Al este ridicat florile sunt albastre, iar în lipsa aluminiului florile sunt roz.

Toxicitatea aluminiului poate fi înlăturată printr-o calcarizare atentă.

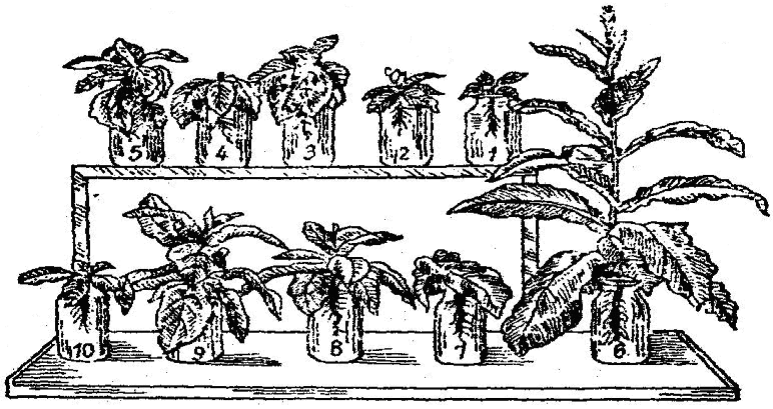


Figura nr. 39 - Efectul carenţei unor elemente minerale asupra creşterii plantelor de tutun: carenţe de N (1); P (2); K (3); Ca (4); Mg (5; B (7); S (8); comparativ cu soluţia completă (6) (d. Milică şi colab., 1982)

4.8.2. Rolul microelementelor

Deşi primele indicaţii asupra rolului unor microelemente datează încă din secolul trecut, descoperirea principalelor acţiuni ale acestora asupra plantelor superioare se înregistrează abia după anul 1922, stabilindu-se acţiunile specifice în catalizarea reacţiilor metabolice vitale de oxidare sau reducere, stimularea unor procese fiziologice esenţiale, intensificarea activităţii diferitelor enzime, vitamine sau hormoni etc.

Borul. Este un element cu multiple influenţe asupra metabolismului plantelor, având rol important în constituirea unor structuri celulare.

Acţiuni specifice. Borul măreşte conţinutul de glucide, favorizează înfloritul şi legatul florilor, măreşte viabilitatea polenului, măreşte absorbţia activă de săruri, influenţează absorbţia azotului, măreşte conţinutul în apă, favorizează transportul fitohormonilor în plante.

Pentru transportul hidraților de carbon, borul formează cu acestea complexe borat. Acest rol al borului este în concordanță cu alte funcții: constituirea peretelui celular şi constituirea vaselor conducătoare.

Borul are un rol important în diviziunea celulară şi asupra creşterii prin întindere.

În ceea ce priveşte importanța borului asupra germinației polenului s-a arătat că ionul borat intră în complexe cu legături polihidroxilice, contribuind astfel la stabilitatea peretelui celular. Borul favorizează formarea fructului şi semințelor. La secară, administrarea borului a produs o creştere a producției cu 40%.

Importanța borului în maturarea coardelor de viță de vie.

Borul influențează conținutul de glucide din fructele de zmeur, pepene galben, vița de vie, tomate şi castraveți.

Borul influențează fotosinteza, intensificând acest proces.

Simptomele de carență şi exces. Primele carențe de bor apar la rădăcină şi la embrion, meristemele fiind distruse.

La leguminoase, lipsa borului determină o creştere redusă a rădăcinilor, iar la o carență înaintată rădăcinile devin brune şi mucilaginoase. De asemenea, sunt afectate vasele de liber şi lemn. Frunzele tinere se prezintă colorate, de la verde închis la cenuşiu-verzui cu pete roşietice pe margini.

La sfeclă pentru zahăr, specie afectată puternic la carența de bor, frunzele mai tinere devin brune, frunzele mai bătrâne se îngălbenesc, se ofilesc, iar rădăcinile încep să putrezească; boala se numeşte putregaiul inimii sfeclei.

Varza este sensibilă la carența de bor, deoarece rădăcinile ei devin sticloase. La tomate, conopidă, măr, citrice, pereții celulari se formează normal.

Excesul de bor are un efect toxic, frunzele se răsucesc şi se necrozează pe margini. La vița de vie se produce o exfoliere a scoarței coardelor.

Se consideră concentrație critică de bor valoarea de 15 ppm din substanța uscată. Cerealele conțin cantități mici de bor (2-5 ppm), iar leguminoasele şi cruciferele valorile pot fi de 30-70 ppm. Plantele indicatoare ale carenței borului în sol pot fi: sfecla, varza, conopida, trifoiul, lucerna, mărul, părul.

Manganul. *Acțiuni specifice.* În plante, numeroase enzime sunt activate de Mn.

În glicoliză ca şi în alte procese în care este prezentă fosforilarea, un rol important are prezența manganului; piruvatoxidaza, oxalacetatdecarboxilaza, oxalsuccinat-decarboxilaza, alfa-cetoglutaratoxidaza, enzima acidului malic, enzima acidului citric, enzima acidului izocitric sunt activate de Mn.

Fosfochinaza, fosfotransferaza, fosfataza, nucleotidpirofosfattransferaza şi enolaza sunt, de asemenea, activate de ionii de Mn.

Manganul influențează şi procesul de fotosinteză. Acest este însoțit de o creştere a conținutului de clorofilă, a cărei biosinteză este favorizată de Mn. Manganul este elementul cel mai necesar în reacția Hill.

Manganul este necesar pentru reducerea nitraților. Nitritreductaza conține o flavoproteină.

Manganul favorizează înmulțirea bacteriilor din nodăzități la leguminoase, precum şi acumularea unei cantități mai mari de azot, prin activarea sistemului enzimatic care catalizează reacția dintre hidroxilamină şi derivații glutamici.

Suplimentarea cu mangan favorizează conținutul de vitamină C la tomate şi castravete., creşte conținutul de zahăr în sfeclă şi căpşuni.

Simptome de carenţă şi exces. Simptomele de carenţă la dicotiledonate apar sub formă de cloroză la frunzele tinere, între nervuri, spre deosebire de aceea a fierului care apare pe toată frunza sau aceea de magneziu care începe la frunzele bătrâne. Volumul celulelor este mai mic, iar pereţii celulari au o permeabilitate mai scăzută.

Conţinutul critic de Mn este considerat la nivelul de 17 ppm din substanţa uscată. Excesul de mangan produce efecte toxice şi se manifestă sub formă de pete brune, care apar pe frunzele mai bătrâne. Plantele indicatoare ale excesului de mangan sunt: lucerna, varza, conopida, sfecla pentru zahăr, tomatele, porumbul. La aceste specii sunt afectate rădăcinile, care se brunifică, pe frunze apărând pete necrotice.

Cuprul. *Acţiuni specifice.* Cuprul intră în componenţa următoarelor enzime: lacaza, fenoloxidaza, tirozinaza (polifenolaza) şi ascorbinoxidaza. Aceste sisteme enzimatice catalizează oxidaţiile biologice pe baza schimbului de valenţă a cuprului.

Prin intermediul enzimelor, cupru ia parte la diferite oxidări terminale. Aceste enzime se găsesc în plante şi mai ales la graminee. S-a constatat că la secara de toamnă aprovizionarea cu cupru a ridicat conţinutul de proteină; la orz efectul favorabil al cuprului s-a constatat în creşterea conţinutului de acizi nucleici în frunze.

Simptome de carenţă şi exces. Carenţa de cupru este semnalată în special la pomi şi cereale. Astfel, la pomi, lăstarii tineri prezintă frunze cu marginile arse sau clorozate, iar înflorirea şi fructificarea sunt oprite. La cereale, vârfurile plantelor se albesc, frunzele se răsucesc şi mor, creşterea internodurilor este oprită. La o carenţă intensă spicul nu se formează.

Grâul, orzul, ovăzul, secara sunt sensibile la lipsa de cupru; inul, cânepă, meiul, bumbacul şi trifoiul roşu au pretenţii mijlocii, iar cartoful nu are cerinţe faţă de Cu.

Conţinutul de cupru: grâul (paie)9-18 ppm; ovăz 5,2-7; lucernă 5,1-9,6; trifoiul roşu 7-16,4; cartof (tuberculi) 2,5-5,5 ; toamte (fructe) 15-25; conopidă (frunze) 5,4; măr (frunze) 5,5-12; păr (frunze) 4,9-41; prun (frunze) 7-9; cireş (frunze 5-200; piersic (frunze) 7-16; viţa de vie (frunze) 2,6-3,9 ppm.

Zincul. Este un element care acţionează asupra unor enzime, fiind un component metalic al acestora. Enzimele acţionate specific de zinc sunt: dehidropeptidaza, dipeptidaza, carboxipeptidaza, alcool-dehidrogenaza, dehidrogenaza, acidul glutamic şi dehirogenaza acidului lactic. Zincul este prezent în triozofosfatdehidrogenaza, care acţionează în fosforilările oxidative ale aldehidei fosfoglicerice, cu producerea acidului difosfogliceric, etapă a glicolizei.

Asupra unor enzime zincul are o acţiune similară cu Mn^{++} sau Mg^{++}, activând legarea lor de substrat, cum sunt: fosfataza alcalină şi acidă şi enolaza. Legarea piridinnucleotidului de proteină este activată de Zn. Reducerea purtătorilor universali de H, coenzima I şi coenzima II este împiedicată de carenţa de Zn. Activitatea enzimelor respiratorii, catalaza, peroxidaza scade în cazul carenţei de zn.

Carboxilaza acidului piruvic este inhibată de absenţa zincului.

O bună aprovizionare cu Zn favorizează creşterea conţinutului de triptofan, percursor cunoscut al auxinei, iar ca urmare este influenţată favorabil prezenţa auxinei în plantă.

Zincul creşte conţinutul de zahăr solubil, are acţiune asupra vâscozităţii protoplasmei, pe seama scăderii conţinutului de apă liberă.

Speciile de plante se comportă diferit la carenţa de zinc; foarte sensibile sunt: floarea-soarelui, fasolea, porumbul, ricinul, soia, viţa de vie; mai puţin sensibile sunt:

cartoful, tomatele, sfecla pentru zahăr, lucerna, ovăzul, secara, iar sensibilă la insuficienţa de zinc este mazărea.

La pomi principalele simptome sunt încetinirea creşterii, iar frunzele rămân mici, sub formă de rozetă; boala se numeşte ,,a micii frunze" şi este întâlnită mai ales la piersic, între nervuri apare o cloroză difuză, biosinteza clorofilei este inhibată.

La gutui frunzele se îngălbenesc şi se alungesc, la cireş şi la păr mugurii floriferi se desfac mai puţin, ovarul nu creşte, fructele cad.

La alte specii culoarea frunzelor poate fi verde-măslinie. La prun apar pete brune în pulpa fructului. La tomate se manifestă cloroza frunzelor.

Conţinutul critic de zinc este considerat de 20 ppm în substanţă uscată, dar acesta poate fi variabil, funcţie de specia de plantă. La soia conţinutul critic de 30 ppm din substanţa uscată, iar nivelul de carenţă 15 ppm.

De multe ori carenţa este determinată de blocarea zincului în sol la valori ridicate de pH. În acest caz este indicată administrarea prin frunze a elementului, mijloc prin care poate fi repede corectată. În sol poate fi administrat sub formă de chelaţi.

Excesul de zinc: plantele rămân mici, cu manifestări de cloroză. Comportarea lor este diferită; porumbul este rezistent la un conţinut ridicat, cartoful este foarte sensibil la condiţii asemănătoare.

Molibdenul. Intră în componenţa enzimelor aldehidoxidaza, hidrogenaza şi nitratreductaza. Aceste enzime sunt flavoproteine care se deosebesc în substratul lor dar au acţiuni asemănătoare.

Molibdenul favorizează formarea nodozităţilor de pe rădăcinile plantelor leguminoase. Acest element are o influenţă favorabilă în includerea fosforului anorganic în combinaţii organice şi activează polifenoloxidaza, peroxidaza şi ascorbinoxidaza.

O influenţă favorabilă a molibdenului a fost observată asupra conţinutului de acid ascorbic în diferite plante şi conţinutul de zahăr total şi reducător. Molibdenul favorizează biosinteza clorofilei şi intensifică fotosinteza. De asemenea, favorizează sinteza peptidelor şi substanţelor proteice.

Lipsa de molibden produce schimbări în fracţiile proteice şi glucide şi stânjeneşte creşterea plantelor. De multe ori nu se formează florile. Culoarea frunzelor devine verde-cenuşie sau galbenă-clorotică, plantele apar ca ofilite. Frunzele de tomate şi de tutun prezintă pete necrotice. Frunzele bătrâne adesea mor, în timp ce frunzele tinere se răsucesc, iar fructele nu se formează.

Plantele au cerinţe diferite faţă de molibden. Dintre plantele pretenţioase se sunt bumbacul, la care frunzele pot acumula 1500 ppm din substanţa uscată, secara, ovăzul, sfecla, trifoiul roşu, lucerna, conopida.

La leguminoase, în cazul carenţei de Mo frunzele sunt marmorate, nervurile rămân verzi, şi chiar după moarte ţesuturilor; la graminee frunzele devin clorotice, se necrozează la vârf, boabele sunt şiştave, ovăzul fiind cel mai sensibil.

La tutun frunzele normale au de 10-20 ori mai mult Mo decât cele carenţate.

Plantele dicotiledonate au pretenţii mai mari decât monocotiledonatele; plantele leguminoase necesită concentraţii înalte de Mo.

Nivelul de molibden sub valoarea de 0,1 ppm prezintă simptome de carenţă. Valori normale ale conţinutului de molibden sunt: porumb 0,76 ppm; boabe de grâu 0,77; lupin 0,47; fasole 0,60; trifoi roşu 1,90; tomate 0,68; tutun 1,1 ppm.

Cobaltul. Este un component al vitaminei B12, foarte necesară în hrana animalelor şi a omului. Conţinutul de Co în plante este cuprins între limitele 0,01 şi 0,4 ppm în substanţă uscată.

Ca efecte favorabile asupra plantelor sunt mărirea conţinutului de amidon din tubercului de cartof, stimularea creşterii membranelor celulare şi favorizarea creşterii greutăţii frunzelor la tomate. Se admite rolul stimulator al Co în creşterea plantelor şi asupra activităţii bacteriilor din nodozităţiile de pe rădăcinile plantelor leguminoase.

Toxicitatea produsă de conţinutul mare de cobalt prezintă simptome caracteristice; la ovăz apar cloroze şi linii necrotice pe frunze, iar pe frunzele de sfeclă se observă pete brune între nervuri, care mai târziu devin necrotice.

Concentraţiile înalte de Co în plante influenţează celelalte metale grele; se poate induce astfel o carenţă de Fe.

Iodul. Se găseşte în plante în cantităţi mici (0,06-1,2 ppm din substanţa uscată), conţinut ce poate fi mărit la o suplimentare cu iod în nutriţia plantelor. Valori mai ridicate de iod se înregistrează în plantele de păşune (0,32-0,45 ppm în substanţa uscată).

Iodul în cantităţi mici, favorizează creşterea în lungime şi greutate a plantelor. Administrat în doze până la 25 ppm stimulează formarea fructelor, în doze până la 1 ppm, influenţează activitatea mai mare a peroxidazei şi invertazei.

Se admite rolul stimulator al iodului asupra conţinutului din frunze.

Capitolul 5

FOTOSINTEZA

Fotosinteza, unul dintre cele mai importante şi complexe fenomene ale naturii, a apărut ca rezultat a unui proces îndelungat de evoluţie, odată cu modificarea condiţiilor de viaţă pe Pământ.

Astăzi, mai mult ca oricând, este necesară cunoaşterea, în detaliu a fenomenului fotosintezei, care asigură existenţa tuturor vieţuitoarelor pământului. Dependenţa omenirii de fotosinteză va continua practic nelimitat, utilizând materia organică creată şi energia captată în acest proces.

5.1. Definiţia şi importanţa fotosintezei

Prin **fotosinteză** se înţelege procesul fiziologic prin care plantele verzi acumulează în corpul lor mari cantităţi de substanţe organice, pe care le sintetizează din substanţe minerale, cu ajutorul pigmenţilor asimilatori şi a energiei solare, punând în libertate oxigen.

Acest proces poate fi exprimat sumar prin relaţia generală:

elemente minerale + energie luminoasă + clorofilă = substanţe organice + oxigen

sau prin formula chimică:

$$6CO_2 + 6\,H_2O + 673{,}8\ \text{Kcal} \xrightarrow{\text{clorofilă}} C_6H_{12}O_6 + 6\,O_2$$

Condiţiile primordiale pentru transformarea substanţelor minerale simple în compuşi organici sunt legate de prezenţa clorofilei şi de participarea energiei luminoase, care asigură desfăşurarea schimbului de gaze dintre plantă şi mediul extern. În acest schimb planta verde absoarbe CO_2 din atmosferă şi elimină O_2, între acestea existând un şir de reacţii de oxido-reducere, care duc la sinteze complexe de materie organică, în primul rând glucide.

Termenul de fotosinteză vine de la cuvintele greceşti *photos* - lumină + *synthesis* - combinaţie, sinteză. Literal înseamnă „sinteză cu ajutorul luminii”. Termenul a fost dat de Pfeffer în 1877.

Procesele de fotosinteză au loc la plantele autotrofe (denumire provenită de la grec. a*utos* - singur *şi trofein* - a se hrăni), care îşi produc singure toată materia organică necesară, utilizând substanţele minerale pe care le absorb din mediul extern. La aceste plante, carbonul necesar în sintezele organice este procurat de CO_2, în timp ce plantele heterotrofe utilizează carbonul din substanţele organice deja sintetizate în plantele autotrofe.

După natura energiei folosite de plantele autotrofe în sinteza substanţelor organice deosebim: plante *fotoautotrofe,* care folosesc energia luminii solare în fotosinteză şi plante *chemoautotrofe,* care utilizează energia chimică produsă prin oxidarea unor substanţe minerale (H_2S, NH_3 etc.) în procesul de chimiosinteză. Plantele fotoautotrofe sunt foarte mult răspândite pe pământ, deoarece materiile prime necesare în fotosinteză pot fi procurate cu uşurinţă din natura înconjurătoare (CO_2, H_2O, energie

solară, săruri minerale). Prin aceasta, fotosinteza asigură menținerea unui echilibru fundamental ecologic în biosferă.

Importanța fotosintezei în natură rezultă din laturile sale esențiale:

- concentrarea unei anumite cantități de energie potențială;
- fixarea carbonului cu degajare de oxigen;
- acumulare de substanțe organice în masa vegetală, reprezentând sursele de hrană şi de energie pentru toate viețuitoarele de pe Pământ.

Organismele vegetale (plante superioare, alge, unele bacterii) îşi procură energia necesară direct din reacțiile luminoase, prin intermediul fotosintezei. Energia solară captată prin reacții endergonice, este transformată în energie chimică potențială, concentrată în materie organică sintetizată.

Fotosinteza poate fi considerată ca un fenomen de natură cosmică, reprezentând singurul mijloc prin care se fixează şi se conservă pe pământ energia venită de la alt corp ceresc, pe care o transformă în energie chimică, înmagazinată în biomasa sintetizată şi utilizată ulterior în toate procesele vitale ale organismelor vegetale şi animale.

În fotosinteză plantele verzi au capacitatea de a fixa carbonul din mediul extern (aer, apă) şi, în urma unor reacții de reducere şi oxidare formează substanțe organice ternare (de tipul glucidelor), într-un proces cu trepte intermediare distincte.

Fotosinteza reprezintă sursa primară de formare a întregii cantități de substanțe organice acumulate pe globul terestru sub diferite forme (glucide, lipide, proteine, vitamine, hormoni, enzime, glicoizi, taninuri etc.). Aceste substanțe organice, sintetizate de plante pentru hrana oamenilor şi a animalelor, precum şi pentru materialele utilizate în confecționarea îmbrăcămintei, în construcții şi combustibil.

Biomasa organică acumulată astfel de plante furnizează energia necesară creşterii şi dezvoltării tuturor organismelor animale şi umane care sunt capabile să capteze direct energia de la soare şi sunt total dependente de regnul vegetal. Prin aceasta, fenomenul de fotosinteză asigură existența întregii vieți pe Pământ.

După moarte, corpurile plantelor şi ale animalelor ajung în pământ, unde contribuie la formarea humusului, care conține o proporție mare de materie organică şi reprezintă o formă de acumulare a energiei solare. Acest humus condiționează fertilitatea solului şi creează un mediu favorabil creşterii altor plante.

O parte din substanțele organice înmagazinate în humus sunt degradate în mediu aerob, prin intermediul a numeroase microorganisme, până la combinații minerale simple (CO_2, H_2O, H_2S, PO_4^{---} etc.), care reintră în circuitul biologic general de pe Pământ. O altă parte din corpurile plantelor şi animalelor, aflate în mediul anaerob, suferă mari prefaceri pe perioade îndelungate de timp, care duc la transformarea lor în zăcăminte de combustibil (cărbuni, turbă şi hidrocarburi naturale – petrol, gaze naturale).

Pe această cale, substanțele organice produse prin fotosinteză în erele geologice trecute, cu milioane de ani în urmă, s-au transformat în rezerve subterane de combustibili apreciate, în prezent, la circa 10 000 – 24000 miliarde tone combustibili convențional. Prin arderi, aceşti combustibili sunt transformați în CO_2 şi reintră în circuitul fotosintezei.

Fotosinteza reprezintă singurul fenomen de pe Pământ care asigură purificarea continuă a atmosferei. În acest proces, plantele verzi absorb CO_2 şi, după o serie de reacții de oxidoreducere, eliberează oxigen; prin asimilarea unei tone de carbon plantele pun în libertate 2,7 tone O_2. Oxigenul eliberat în fotosinteză reînoieşte rezervele din atmosfera terestră, care se mențin între limite optime pentru respirație.

Apariția plantelor verzi, cu capacitate fotosintetizantă, a marcat un salt calitativ în evoluția vieții pe Pământ. Prin fotosinteză, atmosfera s-a îmbogățit treptat în O_2 şi a trecut din starea reducătoare în cea oxidantă, iar organismele vii, foste microorganisme anaerobe, s-au adaptat treptat la noile condiții de aerație şi au devenit organisme aerobe.

Anual, plantele verzi eliberează în mediul extern 460 miliarde tone de O_2 (4,6 x 10^{11} tone), care reprezintă unica sursă naturală de oxigen pe planeta noastră. În prezent, cantitatea totală de O_2 din atmosferă se evaluează la 1500 000 miliarde tone (1,5 x 10^{15} tone) şi se menține în proporție relativ constantă la 20,95%. Această cantitate a oxigenului din atmosferă se împrospătează la intervale de 3000 de ani; oxigenul din apa mărilor şi oceanelor se reînoieşte la intervale de 6 milioane de ani.

Capacitatea fotosintetizantă se întâlneşte la un spectru foarte larg de organisme, atât procariote cât şi eucariote. Eucariotele, includ nu numai plantele verzi superioare, ci şi algele pluricelulare verzi, brune şi roşii, cât şi euglenoidele, dinoflagelatele şi diatomeele.

Procariotele fotosintetizante au rol important în biosferă. Ele includ algele verzi-albastre (în sol, ape curgătoare şi oceane), bacteriile sulfuroase verzi anaerobe (în iazuri şi lacuri bogate în materii organice cu sulf) şi bacteriile purpurii strict anaerobe (în izvoaresulfuroase).

Mai mult de jumătate din fotosinteza de pe întreaga planetă se realizează în oceane de către algele microscopice, diatomee şi dinoflagelate, care constituie fitoplanctonul.

5.2. Sursele de carbon pentru plante

Carbonul este elementul esențial în desfăşurarea proceselor de fotosinteză, fiind componentul de bază al substanțelor organice sintetizate.

Principala sursă de carbon este CO_2 din atmosferă şi din sol pentru plantele verzi terestre şi CO_2 dizolvat în apa mărilor şi oceanelor şi disociat în ioni (HCO_3^-, CO_3^{--}) pentru plantele acvatice.

Concentrația de CO_2 din aer este aproximativ aceeaşi în diferite locuri de pe Pământ, fiind de numai 0,03% sau 0,3 cm^3 la un litru de aer, cu greutatea de 0,589 mg/litru aer. Un conținut mai ridicat de CO_2 în atmosferă se constată în zona ecuatorială, unde datorită condițiilor climatice specifice, are loc o descompunere continuă şi foarte activă a substanțelor organice, ceea ce determină o asimilație intensă şi o creştere abundentă a plantelor.

În atmosfera solului conținutul de CO_2 este, în medie, de aproximativ 10 ori mai mare, decât în aerul de deasupra solului, iar uneori creşte de 100-200 ori (pe soluri humoase, în timpul verilor cu precipitații suficiente, când există condiții favorabile de descompunere a materiei organice). Acumularea de CO_2 în sol se datoreşte respirației bacteriilor, ciupercilor, precum şi respirației rădăcinilor de la plantele superioare.

Solul nisipos produce 2 kg CO_2/ha/oră, solul lutos degajă 5 kg CO_2/ha/oră, iar solul argilos 4 kg/ha/oră. Unele plante elimină prin respirația rădăcinilor o cantitate mai mare de de CO_2, (lupin, cartof), în timp ce alte specii (orz, ovăz) degajă cantități mult

mai reduse. După irigare şi după ploi creşte cantitatea de CO_2 eliminată de plante prin respirația rădăcinilor şi prin activitatea microorganismelor. Între sol şi atmosfera înconjurătoare există un circuit continuu al carbonului, astfel că 90% din CO_2 absorbit de plante provine din pământ, de unde trece în aerul atmosferic.

Plantele verzi de uscat consumă anual 19 miliarde tone de CO_2 în timp ce plantele de apă (oceane, mări râuri), consumă anual 155 miliarde tone CO_2. În total se apreciază că pe tot globul este fixată anual în procesul de fotosinteză cantitatea de 174 miliarde tone CO_2.

Din cercetări detaliate a reieşit că la un hectar de plante cultivate plantele pot absorbi zilnic 250-1000 l CO_2, pentru care necesită să prelucreze un volum de 3-4 milioane m^3 aer. S-a calculat că pentru sinteza unui gram de glucoză frunzele absorb CO_2 din 250 litri de aer, iar pentru a asigura necesarul caloric al unui om pe zi prelucrează aproape 200 000 litri aer.

Deşi absorbit de plante în cantități atât de mari, conținutul de CO_2 din atmosferă rămâne relativ constant pentru perioade mai îndelungate, fiind refăcut prin respirația tuturor organismelor vii, prin erupții vulcanice, emanații din pământ, prin fermentații şi descompuneri de materii organice, prin arderi de cărbune, petrol şi gaze naturale. Numai oamenii de pe glob elimină în procesele respiratorii aproape 1,5 milioane tone CO_2 pe zi şi peste 500 milioane tone anual.

Dacă nu ar fi mijloace de regenerare a CO_2 în natură, acesta s-ar epuiza prin folosință în decurs de 21-22 de ani, iar viața ar dispărea datorită lipsei de materie organică şi energetică.

Atomii de carbon formează scheletul tuturor substanțelor organice sintetizate participând la formarea lor în proporție medie de 95%, alături de oxigen cu aproximativ 42% şi din alte elemente aflate în cantități mult mai reduse (hidrogen -6,5%, azot- 2,5%, sulf şi fosfor sub 1%).

Carbonul face parte din structura a numeroase combinații organice (aproximativ 500 000), rezultate prin cuplarea carbonului cu el însăşi sau cu alte minerale. Pe această cale, plantele sintetizează anual o cantitate de 450 miliarde tone substanță organică uscată, calculată în glucoză, din care 180 miliarde tone reprezintă carbon asimilat.

Din această cantitate enormă de substanțe sintetizate de flora terestră, numai o mică parte din carbonul organic (3,5%) este folosită pentru hrana oamenilor şi a animalelor şi pentru încălzit.

Importanța carbonului în procesele fotosintetice este demonstrată prin experiențele care arată că în lipsa CO_2 nu este posibilă formarea substanțelor organice, nu poate exista materie vie şi nici manifestarea fenomenelor vitale. Dacă se cultivă o plantă într-o atmosferă fără CO_2, sub un clopot de sticlă, în care aerul intră prin traversarea unui filtru de calciu sodat care absoarbe CO_2, se constată că acumularea de substanță organică încetează, indiferent dacă planta este expusă la lumină şi se găseşte într-un sol fertil, cu toate elementele necesare nutriției minerale.

Un alt rol al CO_2 din atmosferă constă în menținerea temperaturii globului terestru între limitele moderate. În cazul când concentrația de CO_2 ar creşte de două ori, temperatura medie pe glob s-ar ridica cu 8^0C, iar dacă CO_2 ar lipsi complet din

atmosferă, temperatura medie a globului ar scădea cu peste 2^0C şi ar periclita menținerea vieții pe Pământ.

După sursa de carbon pe care o utilizează pentru sinteza substanţelor organice proprii, organismele vegetale pot fi încadrate în trei grupe: autotrofe, heterotrofe şi mixotrofe.

Organismele autotrofe dispun de capacitatea de a sintetiza substanțele organice proprii folosind ca materii prime, în exclusivitate, substanțe anorganice.

Organismele heterotrofe folosesc drept sursă de carbon pentru sinteza substanțelor organice proprii substanțele organice din mediul lor de viață.

Organismele mixotrofe prezintă o nutriție mixtă, deci folosesc în sinteza substanțelor proprii atât carbonul mineral, cât şi pe cel din substanțele organice.

Autotrofia pentru carbon se întâlneşte la plantele verzi, ce folosesc ca sursă de carbon combinații anorganice ale acestui element: plantele terestre folosesc CO_2 din aerul atmosferic, iar cele acvatice submerse folosesc CO_2 solvit în apă şi din anionul carbonat acid (HCO_3^-).

5.3. Organele şi organitele fotosintezei

Fotosinteza are loc în celulele organelor verzi expuse la lumină care conțin un complex de pigmenți asimilatori, localizați în cloroplaste.

5.3.1. Frunzele – organe ale fotosintezei

Frunzele sunt organe specializate pentru îndeplinirea procesului de fotosinteză, prezentând unele caracteristici care s-au format într-un lung proces de adaptare şi perfecționare:

- forma turtită a limbului oferă o suprafață mare de contact cu mediul înconjurător;
- poziția frunzelor favorizează, prin aşezarea în general orizontală a limbului, absorbția luminii necesare în fotosinteză;
- structura antomică a frunzelor evidențiază la nivelul epidermei prezența aparatului stomatic, prin care are loc difuziunea CO_2 din aerul înconjurător, în mezofil şi ieşirea O_2 rezultat în urma fotosintezei;
- difuziunea acestor gaze în mezofil este favorizată de prezența spațiilor intercelulare între celulele cilindrice ale țesutului palisadic şi între celulele mai mult sau mai puțin izodiametrice ale țesutului lacunos.

La plantele cu un aparat foliaceu bogat, cantitatea de substanță organică acumulată este mai mare decât la plantele cu suprafață foliară redusă.

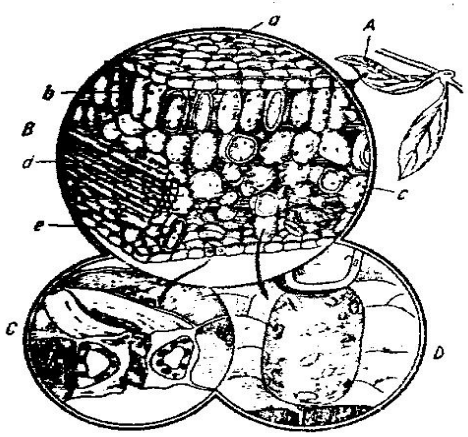


Figura nr. 40 - Adaptarea frunzelor pentru realizarea fotosintezei:
A – frunza, B – secțiune transversală prin frunză; a – epiderma superioară; b – țesut palisadic cu spații intercelulare; c – țesut lacunos cu spații intercelulare; d – nervură cu vase liberiene şi lemnoase; e – epidermă inferioară cu stomate; C – celulă din țesutul lacunos (d. Boldor şi colab., 1981)

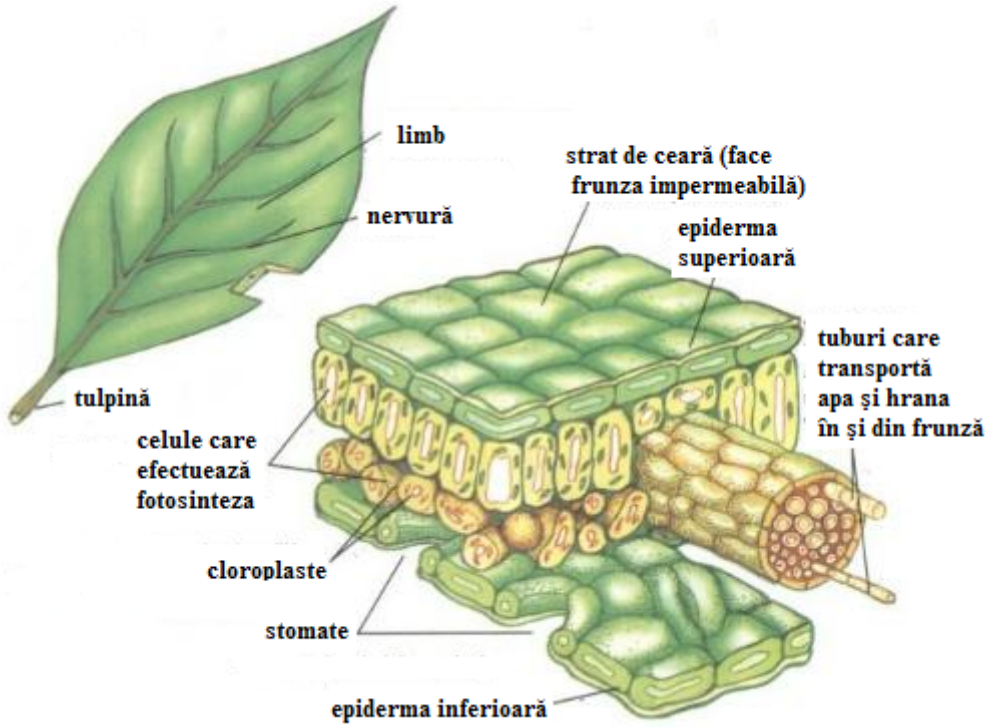
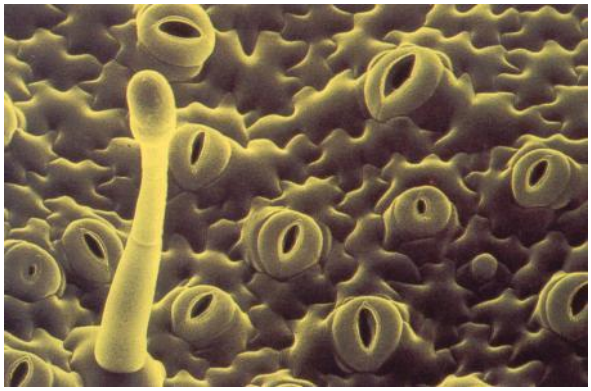


Figura nr. 41 - Anatomia frunzei

Pe suprafața frunzelor se găseşte un mare număr de stomate, fie pe ambele fețe (la plantele amfistomatice), fie numai pe o singură față (hipostomatice sau epistomatice).

Aerul încărcat cu CO_2 pătrunde în frunze prin osteolele stomatelor şi într-o cantitate mai mică prin cuticulă, îndeosebi la frunzele tinere. De aici aerul difuzează prin spațiile intercelulare, ajungând la celulele asimilatoare din țesutul palisadic şi lacunar.

Figura nr. 42 -  Osteolele stomatelor

Pentru desfăşurarea procesului de fotosinteză mai sunt necesare apa şi substanţele minerale, care ajung în frunze prin fasciculele conducătoare libero-lemnoase, ramificate pe întreaga suprafaţă a frunzei; prin aceste fascicule are loc şi transportul substanţelor organice produse în fotosinteză.

În ramuri tinere, seminţe şi fructe imature, celulele asimilatoare cu cloroplaste se găsesc în straturile parenchimatice situate sub epidermă. În aceste straturi, spaţiile intercelulare sunt foarte mici, de aceea absorbţia CO_2 din mediul extern este mult mai redusă, comparativ cu frunzele verzi.

5. 3.2. Cloroplastele şi rolul lor

La plantele superioare, fiecare celulă asimilatoare conţine în citoplasmă 15 şi 200 cloroplaste, care totalizează o suprafaţă considerabilă de absorbţie a CO_2 şi de captare a energiei luminoase. Unele specii au aproximativ 15 cloroplaste/celulă (sfeclă pentru zahăr, trifoi), alte specii au 15-30 cloroplaste/celulă (graminee, fasole), iar altele au peste 100 cloroplaste/celulă (tutun, spanac).

Rezultă că la unitatea de suprafaţă foliară (cm^2) se găsesc în grosimea frunzei între 3 şi 15 milioane cloroplaste; la *Ricinus communis* s-au găsit 40 milioane cloroplaste/cm^2 frunză.

La o frunză de fag suprafaţa totală a cloroplastelor este de 20 de ori mai mare decât suprafaţa frunzei, iar la un arbore de 100 de ani, suprafaţa tuturor cloroplastelor din frunze atinge 20 000 m^2 (2 ha).

Se apreciază că la 1 hectar de lucernă ar exista , în medie 85 hectare de frunze, care pot conţine cloroplaste cu o suprafaţă totală de 17000 ha.

Cloroplastele reprezintă nişte formaţiuni vii, care îndeplinesc rolul unor baterii solare miniaturizate, convertind energia fotonilor de lumină în substanţă organică. Sub acest aspect, cloroplastele pot fi denumite ,,microuzine biosintetice", în care se realizează întregul proces fotosintetic. În funcţie de intensitatea luminii, cloroplastele se deplasează în hialoplasmă printr-o cicloză continuă pasivă sau printr-o cicloză activă amoeboidală.

Culoarea verde a cloroplastelor a rezultat ca un proces îndelungat de adaptare a plantelor la condiţiile externe de lumină solară, în care predomină radiaţiile roşii, complementare culorii verzi.

Sub aspect morfologic, cloroplastele se prezintă ca cele mai mari organite ale citoplasmei, cu mărime de 2-7μ lungime şi 0,5-2 μ grosime. La celulele tinere în formare,

cloroplasmele sunt mai mici, mai puține la număr, crescând în dimensiuni şi număr pe măsură ce celula se măreşte. Formele lor cele mai frecvente sunt: ovale, sferice, lenticulare sau discoidale.

Cloroplastele conțin 50-70% apă şi 30-45% substanță uscată, din care 90% este reprezentată de materii organice. Între acestea predomină lipoproteidele insolubile şi aminoacizii (histidină, arginină, tirozină, prolină, lizină, triptofan, acid asparagic, acid glutamic etc.), care totalizează 40-60%, lipide simple şi complexe (20-40%), glucide, acizi nucleici (ADN şi ARN), vitamine (C, E, K), enzime hidrolizante sau sintetizante (invertaza, oxidaze, catalaza, fenoloxidaza, citocromoxidaza, peroxidaza, fosfataza, ARN-aza) precum şi pigmenți asimilatori verzi (6-9%) şi galbeni (2-4%). Dintre elementele minerale predomină Mg, Fe, Mn, Cu, Zn, care intră în structura compuşilor organici (clorofilă, enzime etc.).

Structura internă a cloroplastelor. La exterior cloroplastul prezintă o membrană lipoproteică dublă, lipsită de pori, numită *peristromă,* cu grosimea de aproximativ 300 Å, care asigură schimbul activ de substanțe cu restul citoplasmei.

În interior, cloroplastul prezintă o structură lamelară, alcătuită dintr-o rețea de lamele stromatice (tilacoide), care sunt prelungiri interioare ale foiței interne din peristromă. Tilacoidele sunt orientate paralel cu axa mare a cloroplastului, deosebindu-se astfel de cristele mitocondriale orientate perpendicular pe axa mare a condriozomului. La întuneric, proplastidele conțin corpi prolamelari, ca nişte vezicule în formă de sferule, sau se alungesc în tubuli. Prin trecerea de la întuneric la lumină, tubulii se transformă în tilacoide sau în lamele elementare lipoproteice, formând structura caracteristică a cloroplastelor (fig. 43).

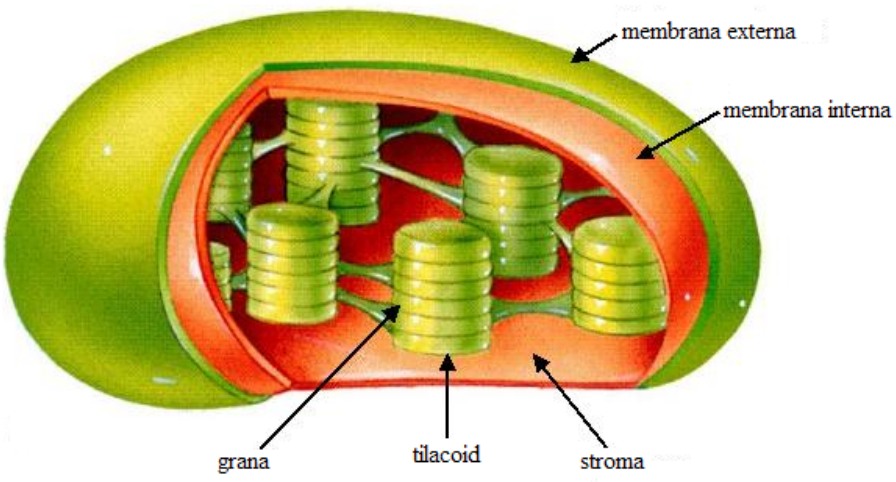


Figura nr. 43 - Secțiune prin sistemul lamelar al cloroplastului

Între tilacoide se găsesc între 80 şi 120 *grane*, în funcție de specia de plantă, fiecare grană fiind alcătuită din 8-20 discuri lipoproteice, circulare şi suprapuse. Mărimea granelor creşte odată cu vârsta celulelor, fiind mici la celulele tinere şi mai mari la cele adulte.

Pe discurile granei sunt localizate moleculele de clorofilă, legate cu nucleul porfirinic (capul) de stratul hidrofil al lamelei, sub o înclinație de 45^0. Lanțul fitolic

hidrofob (coada) este legat de fosfolipidele lamelei elementare. Se apreciază că pe o singură lamelă ar exista fixate circa un milion de molecule de clorofile.

Din complexul creat între clorofilă şi membranele lipoproteice ale granei se formează nişte unităţi eliptice sau sferice, cu diametrul de 90Å, care au primit denumirea de cloroglobine, cloroplastine sau cuantozomi.

Greutatea moleculară medie a cuantozomului este de 1920000. Aceste complexe clorofilo-lipoproteice sunt alcătuite din 160 molecule de clorofilă a + 70 molecule de clorofilă b + 48 molecule de pigmenţi galbeni, la care se adaugă 48 molecule de sulfolipide, 116 fosfolipide şi 490 molecule de mono- şi digalactozil-digliceride.

Într-un cuantozom există 9380 atomi de azot proteic, dar azotul din aceste complexe se uzează continuu, ceea ce necesită noi surse de azot pentru împrospătarea lui periodică, atât în stroma cloroplastului cât şi în învelişul granei.

Pe granele din cloroplaste, cuantozomii au un anumit mod de orientare spaţială, astfel ca să permită pătrunderea cât mai uşoară a cuantelor de lumină şi transformarea lor eficientă în energie chimică. Ei funcţionează ca nişte pile electrice, cu rol asemănător unor fotoreceptori.

5.3. 3. Pigmenţii asimilatori

Pigmenţii clorofilieni. Clorofilele au apărut pe o anumită treaptă a evoluţiei regnului vegetal, mai întâi la unele bacterii şi ulterior la plantele superioare. Ele sunt cromolipoproteide complexe, ale căror structuri sunt absolut aceleaşi la toate speciile de plante verzi de pe Pământ.

Moleculele clorofilelor sunt bipolare şi au forma unui zmeu, cu un ,,cap" constituit dintr-un nucleu cromogen tetrapirolic sau porfirinic (pol hidrofil) şi o ,,coadă" lungă de 20Å, formată din fitol (pol hidrofob) (fig. 44).

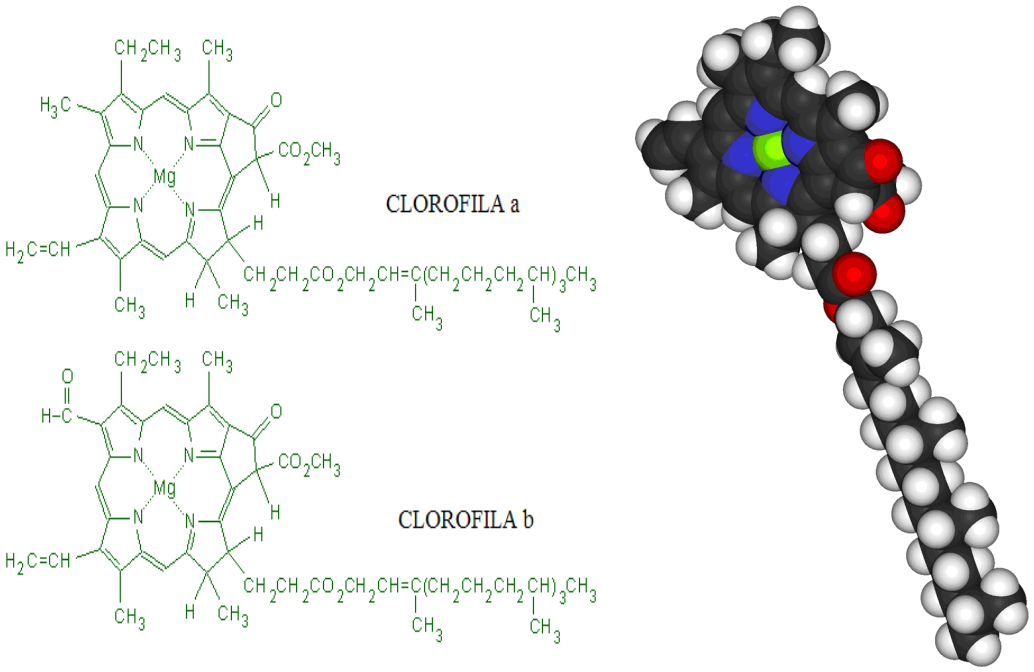


Figura nr. 44 - Structura chimică şi spațială a moleculei de clorofilă

Nucleul porfirinic are în centrul celor patru grupări pirolice un atom de Mg^{++} , de care se leagă atomii de N, legați între ei prin legături metilice. Diametrul nucleului tetrapirolic este de 10 Å, din care 2,4 Å eprezintă atomul central.

Fitolul este alcoolul unei hidrocarburi superioare, cu formula brută $C_{20}H_{39}OH$.

Atât în nucleul porfirinic cât şi în structura fitolului există numeroase legături simple, în alternanță cu legături duble, ceea ce determină intensa activitate biochimică a clorofilei, instabilitatea şi reversibilitatea moleculei de clorofilă, precum şi captarea energetică a radiațiilor luminoase. Datorită acestei conjugări de legături simple şi duble, clorofila poate avea unul sau mai mulți electroni mobili, energizanți, care se dsprind uşor din moleculă atunci când clorofila se află în stare de excitație prin iradiere luminoasă.

Există o asemănare strânsă între clorofila din plante şi hemoglobina din sânge. Sinteza acestora a fost la început identică pe scara evoluției, dar după o lungă perioadă de timp s-au diferențiat, prin cuplarea diferiților cationi în centrul nucleului tetrapirolic; cationul Mg^{++} asigură formarea moleculei de clorofilă cu proprietăți reducătoare, iar cationul Fe^{++} determină formarea hemoglobinei cu proprietăți oxidante. Prin aceste cuplări, clorofila va participa la procese de reducere (fotosinteză), iar hemoglobina la procese de oxidare (respirație).

Pe baza unor lucrări de extragere şi separare s-a stabilit existența concomitentă în frunzele verzi, a doi pigmenți clorofilieni: clorofila a şi clorofila b.

Clorofila a are formula brută: $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$ şi constituie un ester al acidului clorofilinic a, în care cele două grupări acide sunt esterificate cu alcoolul fitolic (fitol) şi cu alcool metilic (metanol);

$$C_{32}H_{30}ON_4Mg(COOH)_2 + C_{20}H_{39}OH + CH_3OH \rightarrow$$

$$C_{32}H_{30}ON_4Mg \begin{matrix} COOH \\ \\ COOH \end{matrix} + H_2O.$$

Clorofila b are formula brută: $C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$, fiind un ester al acidului clorofilinic b cu alcool fitilic şi cu alcool metilic:

$$C_{32}H_{28}O_2N_4Mg \begin{matrix} COOH \\ \\ COOH \end{matrix} + C_{20}H_{39}OH + CH_3OH \rightarrow$$

$$C_{32}H_{28}O_2N_4Mg \begin{matrix} COO.CH_3 \\ \\ COO.C_{20}H_{39} \end{matrix} + 2H_2O$$

Diferența dintre cele două clorofile constă în aceea că la clorofila b la C_3 din al doilea nucleu pirolic există o grupare aldehidică _CHO (apărută prin procese de oxidare) în locul grupării metilice _CH_3 de la clorofila a.

Raportul dintre clorofila a şi clorofila b rămâne în general, constant (a/b = 3/1), cu mici variații, funcție de condițiile de iluminare; în lumină solară directă este mai mare decât la plantele de umbră, iar la plantele alpine ajunge la 5,5/1.

La bacteriile autotrofe fotosintetizante au fost semnalte bacterioviridina la bacteriile verzi, bacterioclorofila a la bacteriile purpurii şi verzi, precum şi bacterioclorofila b într-o tulpină a unei bacterii purpurii aparținând genului *Rhodopseudomonas.*

Clorofila a conține trei tipuri, aflate în diferite stări de agregare prin asociere cu proteinele: clorofila a $_{700}$, clorofila a $_{683}$ şi clorofila a $_{672}$.

Prin separarea pigmenților s-a constatat că există două sisteme distincte de pigmenți sub aspect funcțional: primul sistem de pigmenți (PS-I) cuprinde clorofila a tipurile 700 şi 683 aflate într-un raport cantitativ de 1:200 iar cel de-al doilea sistem de pigmenți (PS-II) cuprinde clorofila a_{672} clorofila a_{644} şi carotenoizii (carotina şi xantofilele).

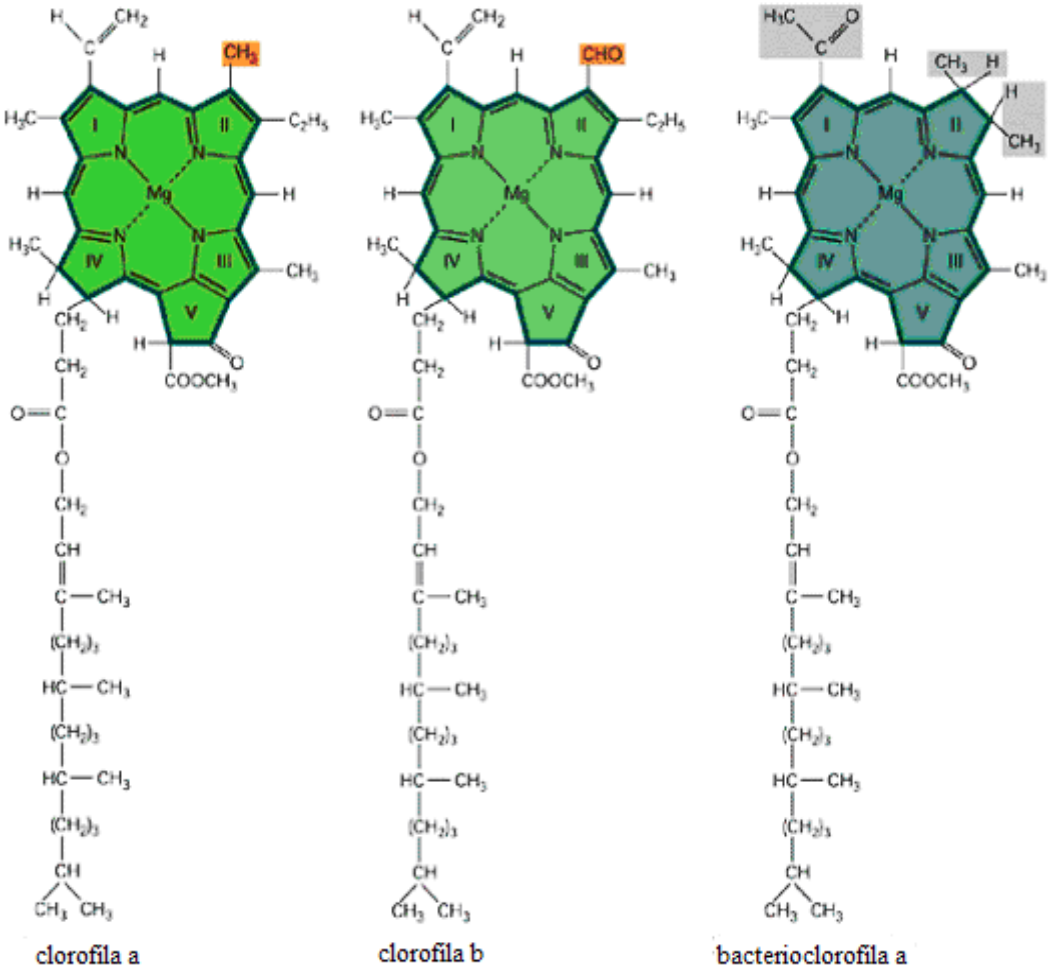


Figura nr. 45 - Diferențe în structura nucleului tetrapirolic între clorofila a şi clorofila b (d. Taiz, 1998)

Pigmenții carotenoizi. În plantă există aproximativ 60 de pigmenți carotenoizi, în stare redusă sau oxidată, dintre care în fotosinteză au rol beta-carotina şi unele xantofile. Acestea se găsesc localizate în cuantozomi, ca însoțitori ai clorofilelor, având rol de ecran protector pentru clorofile şi enzime, mai ales față de acțiunea dăunătoare a radiațiilor ultaviolete.

Raportul dintre pigmenții verzi şi cei galbeni este în medie, de 4/1.

Carotina ($C_{40}H_{56}$) este o hidrocarbură nesaturată, formată din patru resturi de terpene ($C_{10}H_{16}$) sau din opt molecule de izoprene:

$$CH_2 = C- CH_3 = CH_2$$

$$|$$

$$CH_3 |$$

|

Are 11 duble legături conjugate şi două grupări metilice la capătul lanțului, cu rol însemnat în absorbția energiei radiațiilor solare; se găseşte în cloroplastele şi cromoplastele frunzelor, în morcov, tomate, caise, ardei, portocale, mandarine. Prin hidratare, molecula de carotină se scindează în două molecule de vitamina A. Un izomer

al carotinei este *licopenul* roşu portocaliu din fructele de tomate, măceş, piersic, pepene verde şi ardei roşu.

Xantofila ($C_{40}H_{56}O_2$) este un dialcool care participă la procesul de fotosinteză din energia luminoasă pe care o captează în zona radiaţiilor AIV. Ca izomeri ai xantofilei există: *luteina* din frunze, flori, fructe şi din gălbenuşul ouălor de găină şi *zeaxantina* din boabele de porumb.

Alţi carotenoizi oxidaţi sunt: flavoxantina şi crizantemoxantina ($C_{40}H_{56}O_3$), violoxantina şi taraxaxantina ($C_{40}H_{56}O_4$), apoi neoxantina, rubixantina (din fructele de măceş), capsantina (din fructe de ardei), capsorubina (din ardeiul roşu), rodoxantina (din fructele de *Taxus baccata*), citraurina (din portocale), crocetina (din stigmate de şofran), purpurina şi alizarina (din rădăcinile de *Rubia tinctorum*).

5.3.4. Biosinteza pigmenţilor

Formarea clorofilei se desfăşoară în două faze: faza de întuneric şi faza de lumină.

În **faza de întuneric,** sinteza clorofilei începe de la substanţe organice cu molecule mici (glicină, acid acetic). Prin reacţii succesive de condensare şi de carboxilare, catalizate de prezenţa cationului Fe, se formează nucleii pirolici din care apar porfirine, protoporfirine şi protoclorofile incolore.

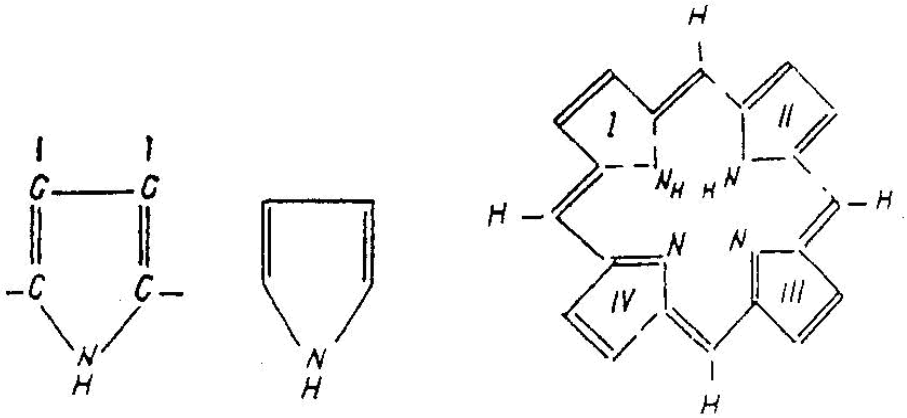


Figura nr. 46 - Structura chimică a porfirinei incolore cu patru nuclei pirolici lipsiţi de cationul Mg^{++} central (d. Alexandrina Murariu, 2002)

În acest lanţ de reacţii din faza de întuneric se disting două etape, în care se formează porfobilinogenul şi protoporfirina.

Din aminoacidul glicina + succinil coenzima A, în prezenţa piridoxalfosfatului şi a enzimei sintetaza acidului amino-levulinic se formează acidul *aminolevulinic* (ALA).

Piridoxal-fosfat

Glicina + succinil C_oA ——————→ acid aminoluvulinic

Sintetaza ALA

Prin cuplarea a două molecule de acid aminolevulinic (ALA), în prezența unei dehidraze specifice, se formează *porfobilinogenul*, un precursor al porfirinelor

Acid aminolevulinic $\xrightarrow[\text{Dehidraza ALA}]{}$ porfobilinogen + $2H_2O$

Această reacție demonstrată la spanac, orz şi fasole este activată de grupările SH şi inhibată la metalele grele.

Prin condensarea lineară a patru molecule de porfobilinogen, legate prin grupări metilenice (= CH_2), urmată de un proces de ciclizare, se formează *porfirinogen*, cu patru nuclei pirolici şi opt grupări carboxilice, care, prin oxidarea punților metilenice (= CH_2) în grupări metinice (≡CH), trece în porfirină. În urma unei substituiri de grupări la $C_{1\text{-}8}$ se ajunge la uroporfirină şi protoporfirină (ca forme izomere).

Pentru formarea protoclorofilei incolore au loc următoarele modificări: reducerea unei grupări vinil (_CH = CH_2) în gruparea etilică la C_4; metilarea grupării carboxilice de la C_6 ; cuplarea fitolului la gruparea carboxilică de la C_7 şi formarea radicalului

$$\begin{array}{c} \_\,C\_O\_C_{20}H_{39} \\ \| \\ O \end{array}$$

Funcție de modul de agregare cu catenele de aminoacizi din substratul proteic al lamelor granare, există tipuri de protoclorofile cu absorbție maximă la 650 nm, 637nm care, prin fotoreducere, vor forma clorofilele a_{700} , a_{683} , a_{672}.

În **faza de lumină,** chiar cu o durată de numai un minut, excitarea luminoasă determină o reacție fitochimică de reducere, care constă în fixarea cationului Mg^{++} în molecula protoclorofilei şi transformarea acesteia în clorofila a, de culoare verde-albăstruie. În continuare, prin oxidare apare clorofila b, verde-gălbuie.

La organismul animal, pentru cuplarea cationului Fe^{++} în centrul porfirinei intervine chelataza ferică, formând gruparea prostetică a hemoglobinei din sânge, a citocromului b şi a catalazei.

La plante nu se cunoaşte enzima care cuplează Mg^{++} în formarea clorofilei; se presupune că o asemenea enzimă este obligatorie (de tipul unei chelataze) întrucât, în unele cazuri (pueți de Pinus), formarea clorofilei are loc chiar la întuneric. Dacă plantele etiolate sunt expuse la lumină continuă, transformarea plastidelor în cloroplaste ar fi însoțită de sinteza rapidă a enzimelor implicate în biosinteza clorofilei verzi. În cazuri izolate, transformarea protoclorofilei în clorofilă se face şi în absența totală a luminii (de exemplu semințe germinate de tomate, dovleac, portocal, lămâi, stejar), sub acțiunea unor excitanți capabili de a emite radiați de K^+ şi unele elemente radioactive care, în anumite condiții, pot suplini lumina.

Se poate considera că la lumină nu are loc sinteza clorofilei, ci numai o rearanjare moleculară de scurtă durată, în care Mg^{++} joacă un rol esențial în înverzirea frunzelor.

Factorii externi care condiționează formarea clorofilei sunt: lumina, apa, temperatura, oxigenul şi prezența unor elemente minerale.

Lumina are un rol deosebit în formarea clorofilei numai la celulele care conțin cloroplaste. De aceea, clorofila nu apare în celulele rădăcinilor, lipsite de cloroplaste, chiar dacă sunt ținute la lumină intensă. În lipsa luminii este blocată transformarea

protoclorofilei în clorofilă şi nu se mai formează structurile lamelare din interiorul cloroplastelor.

În lumină continuă, cu intensitate moderată, se sintetizează o cantitate mai mare de pigmenţi clorofilieni decât în lumină continuă cu intensitate mare. La lumină întreruptă, cu faze de un minut lumină şi 10 minute întuneric, cantitatea de pigmenţi clorofilieni este de 33 ori mai mare decât în lumină continuă cu aceeaşi durată de iluminare totală.

Apa şi bioxidul de carbon sunt absolut necesare pentru formarea clorofilei într-o stare normală de turgescenţă celulară, întrucât au rol în procesele de sinteză organică, inclusiv pentru produşii iniţiali care servesc la biosinteza clorofilei în faza de întuneric.

Temperatura optimă pentru formarea clorofilelor este cuprinsă între 15 şi 38^0C, cu variaţii funcţie de specia de plantă, mai frecvent între 25 şi 30^0C, favorabile reacţiilor enzimatice implicate în sinteza protoclorofilei la întuneric. Formarea clorofilei începe la pragul termic minim de + 1^0C, respectiv + 4^0C la grâu, orz, secară, ovăz, 7-8^0C la porumb şi fasole, 10-11^0C la măr şi cireş, 12-13^0C la salcâm. Valorile termice maxime pentru formarea clorofilei încep la 39-40^0C, pentru ca la 48^0C să se blocheze reacţiile de sinteză.

Oxigenul este encesar pentru formarea clorofilei, deoarece prin procesul de respiraţie se eliberează energia pentru sinteza protoclorofilei.

Sărurile minerale, în forme uşor accesibile, sunt, de asemenea, necesare, având în vedere că unele elemente (N, Mg) constituie componente ale moleculei de clorofilă, iar altele (Fe, Cu, Mn) au rol catalitic în reacţiile de oxidoreducere, care stau la baza sintezei clorofilei.

5.3.5. Proprietăţile fizico –chimice ale pigmenţilor

Culoarea. Diferă distinct la cei patru pigmenţi asimilatori existenţi în cloroplaste: clorofila a – verde albăstruie; clorofila b – verde gălbuie; carotina – galben portocaliu; xantofila – galben verzui.

Solubilitatea. Pigmenţii nu sunt solubili în apă ci în anumiţi solvenţi organici (metanol, etanol, acetonă, benzen, eter etilic, eter de petrol, sulfura de carbon).

Fluorescenţa. Este o proprietate fizică a clorofilelor ca *in vitro*, respectiv în extracte alcoolice, să aibă o culoare când sunt privite prin transparenţă, în lumină directă şi o altă culoare când sunt privite prin reflexie, sub un anumit unghi faţă de razele incidente. În primul caz prezintă culoare verde, iar în al doilea caz culoare roşie-rubinie şi roşie – brună. Această proprietate este caracteristică tuturor soluţiilor adevărate (micromoleculare) care dau cu lumina anumite reacţii fotochimice.

Clorofilele absorb radiaţiile de lumină cu lungime de undă mai scurtă şi le transformă în radiaţii cu lungimi de undă mai mari. Fluorescenţa clorofilelor se datoreşte legăturilor duble din structura moleculară; ea permite ca radiaţiile ultraviolete să devină vizibile şi constituie o cale de sporire a cantităţii de radiaţii roşii, active în fotosinteză.

Proprietatea de fluorescenţă nu există la pigmenţii galbeni (carotina, xantofila) şi se pierde chiar la clorofile dacă sunt în stare coloidală. Peste un anumit conţinut de apă soluţia adevărată de clorofilă trece în stare coloidală şi nu mai manifestă proprietatea de fluorescenţă. Atât cloroplastele cât şi frunzele ar putea prezenta fenomenul de fluorescenţă, dar numai la o iluminare cu lumină albastră.

Absorbţia radiaţiilor de lumină din spectrul vizibil. Din totalul luminii solare directe, 53,3% reprezintă radiaţii fiziologic-active, care pot fi absorbite de pigmenţii asimilatori din cloroplaste, în zona vizibilă a spectrului cuprinsă între 380 şi 760 nm. Aceste radiaţii se caracterizează printr-o anumită lungime de undă (λ), mărime a fotonilor şi cantitate de energie, elemente aflate într-un anumit raport stabilit prin legea lui Einstein: lungimea de undă este invers proporţională cu mărimea fotonilor şi cantitatea de energie (tab. 6).

Tabel nr.6

Lungimile de undă şi cantităţile de energie specifice diferitelor radiaţii

Radiaţiile	Lungimea de undă (nm)	Energia (Kcal)
Infraroşii	4000-850	31,1
Roşu	760-650	35,5
Orange	650-600	41
Galben	600-580	47
Verde	500-480	57
Albastru	580-500	62
Indigo	480-400	68
Violet	400-380	71
Ultraviolet	380-200	107
Ultraviolet în vacuum	200-2	14200
Razele X	0,1-0,001	2800 000
Gama	0,001-0,0003	280 000 000

Radiaţiile din zona ROG au lungimi de undă mai mari şi cantităţi de energie mai mici decât radiaţiile din zona AIV. Dintre radiaţiile luminoase absorbite de pigmenţii asimilatori din spectrul vizibil (ROGVAIV), cele mai bogate în energie sunt razele violete (71 Kcal), cu valori duble faţă de razele roşii (35,5 Kcal).

Pigmenţii clorofilieni absorb în mod selectiv radiaţiile luminoase, ca urmare a prezenţei numeroaselor legături duble din nucleii pirolici şi din lanţul fitolic; paralel cu creşterea numărului legăturilor duble, lumina se absoarbe mai puternic, iar spectrul de absorbţie se deplasează spre radiaţiile cu lungimi de undă mai mari.

Cu ajutorul spectroscopului, care descompune lumina albă în cele 7 radiaţii ale spectrului vizibil (ROGVAIV), se constată că după trecerea fasciculului de lumină printr-o soluţie alcoolică de pigmenţi apar două benzi întunecate în zona radiaţiilor care au fost absorbite de pigmenţi: o bandă în radiaţiile roşii cu maximum la aproximativ 680 nm şi o bandă mai lată în radiaţiile AIV, cu fotoni mari şi cantitate mare de energie. Nu sunt absorbite radiaţiile verzi (ceea ce explică culoarea verde a frunzelor) şi nici radiaţiile infraroşii, chiar dăunătoare pentru pigmenţi.

Paralel cu mărirea concentraţiei soluţiei de pigmenţi are loc lărgirea benzilor de absorbţie. Fiecare din cei patru pigmenţi asimilatori prezintă benzi specifice de absorbţie. Clorofila a are o bandă de absorbţie lată în roşu (maximum în 683 nm), două benzi înguste în portocaliu-galben şi o bandă lată în AIV (cu maximum în 435 nm). Clorofila b are benzi de absorbţie similare cu cele ale clorofilei a, dar deplasate puţin spre dreapta în radiaţiile roşii (maximum 644 nm) şi puţin spre stânga în radiaţiile AIV (maximum în 453 nm). Studii comparative arată că clorofila b absoarbe mai mult radiaţiile AIV, în timp ce

clorofila a reţine mai mult radiaţiile ROG, unde este mai activ nucleul porfirinic; restul fitolic absoarbe mai intens radiaţiile cu lungimi de undă mai mici (AIV).

Pigmenţii carotenoizi absorb în mod selectiv numai radiaţiile din dreapta spectrului, prezentând câte trei benzi de absorbţie situate între 480 şi 400 nm, cele ale xantofilei fiind puţin deplasate spre violet. Atât carotina cât şi xantofila asigură o protejare a clorofilei şi a enzimelor faţă de acţiunea dăunătoare a radiaţiilor violete şi ultraviolete.

Formarea feofitinei în mediul acid. Prin reacţia cu diferiţi acizi minerali sau organici, moleculele de clorofilă pierd atomul de Mg^{++} din centrul nucleului tetrapirolic, care va fi înlocuit cu doi atomi de H^+, formându-se feofitina sau clorofilanul, o porfirină de culoare brună-cărămizie. Dacă se adaugă cristale de acetat de Cu sau Zn, după o uşoară încălzire, extractul îşi recapătă culoarea verde, deoarece în locul atomilor de H^+ din centrul nucleului tetrapirolic trece metalul din acetat (Cu^{++} sau Zn^{++}). Observat la o sursă de lumină, extractul verde nu prezintă însă fenomenul de fluorescenţă caracteristic numai prezenţei Mg din clorofilă.

În condiţiile naturale, feofitina apare toamna în frunzele bătrâne, deoarece unii factori nefavorabili denaturează structura tonoplastului, care îşi pierde semipermeabilitatea şi devine permeabil. Acizii organici şi minerali din sucul vacuolar trec în citoplasmă şi intră în contact nemijlocit cu moleculele de clorofilă din cloroplaste, provocând brunificarea frunzelor.

Saponificarea clorofilei. Într-un mediu alcalin, sub acţiunea unui hidroxid (KOH, NaOH), are loc saponificarea grupărilor esterice, respectiv descompunerea moleculei de clorofilă în acid clorofilinic, alcool fitilic şi alcool metilic. În continuare, atomii de H^+ de la grupările carboxilice ale acidului clorofilinic sunt înlocuiţi cu cationii de hidroxid (K^+ sau Na^+), formându-se săruri bazice ale clorofilinei, mai solubile în alcool decât în benzen. În aceste reacţii, structura nucleului tetrapirolic rămâne nealterată, ceea ce determină păstrarea culorii verzi şi a priorităţii de fluorescenţă.

5.3.6. Degradarea clorofilei

În frunzele bătrâne sau în condiţii nefavorabile de viaţă (secetă, exces de umiditate, insolaţie puternică, exces de substanţe toxice, temperaturi scăzute) are loc degradarea peristromei cloroplastului, dezorganizarea stromei, a granelor şi, în final, descompunerea moleculelor de clorofilă până la dispariţia culorii verzi. Mai frecvent se formează etioporfirina, un pigment de culoare roşie, alături de foefitină brună, de pigmenţii carotenoizi mai rezistenţi la degradare (îndeosebi xantofila) şi de antocianii din sucul vacuolar al celulelor. Acest asamblu determină apariţia colorației specifice a frunzelor în toamnă, cu nuanţe de galben, portocaliu, brun, roşiatic şi albăstrui, funcţie de raportul cantitativ dintre aceste componente.

La plantele lemnoase are loc în timpul iernii o distrugere treptată a cloroplastelor din scoarţa ramurilor şi lăstarilor, mai ales la speciile şi soiurile mai sensibile la ger şi iernare.

5.4. Mecanismul fotosintezei

Prin folosirea metodelor moderne de investigaţie cu ajutorul atomilor marcaţi ($C^{14}O_2$), urmate de o expunere la lumină şi de extragerea imediată a substanţelor organice sintetizate, s-a reuşit să se separe, cu precizie, prin metode cromatografice, compuşii organici primari rezultaţi din fotosinteză. Aceste cercetări noi au permis elaborarea teoriei moderne a mecanismului fotosintezei, conform căreia s-a stabilit lanţul de reacţii succesive ce necesită, în primele etape, condiţii de lumină (faza Robin Hill), iar în etapele ulterioare condiţii de întuneric (faza F.F. Blackmann).

5.4.1. Faza de lumină a fotosintezei

Este numită faza Robin Hill şi constă dintr-un lanţ de transformări fotofizice şi reacţii fotochimice desfăşurate în granele cloroplastelor, caracterizate prin următoarele procese de primă importanţă:

- captarea CO_2 în cloroplastele celulelor asimilatoare;
- stimularea clorofilei pentru fixarea energiei luminoase;
- fosforilarea ADP în ATP, fotoliza apei cu fixarea H^+ în NADP redus şi eliminarea O_2.

Toate aceste procese necesită în mod obligatoriu, prezenţa luminii şi sunt grupate în trei etape distincte:

- pătrunderea CO_2 în cloroplaste;
- absorbţia energiei luminoase;
- transformarea acesteia în energie chimică.

Absorbţia CO_2 în cloroplaste. În această primă etapă a fazei de lumină, aerul din mediul înconjurător pătrunde prin osteolele stomatelor, deschise prin reacţia fiziologică fotoactivă şi trece în camera substomatică, de unde difuzează în spaţiile intercelulare, ajungând în contact direct cu membranele celulozice ale celulelor asimilatoare din ţesutul palisadic, situat spre faţa superioară a limbului, sau din ţesutul lacunar, situat spre faţa inferioară (fig. 47)

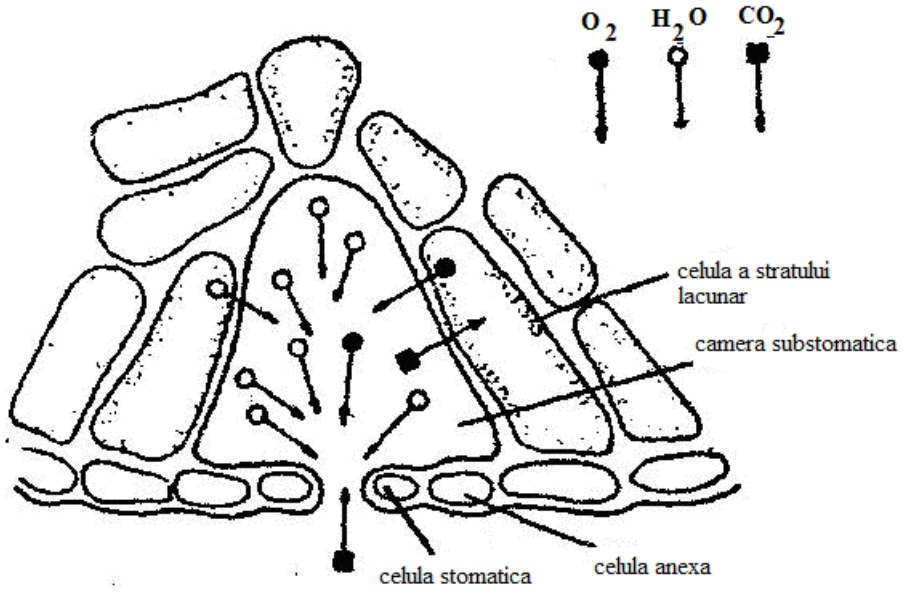


Figura nr. 47 - Căile de difuziune a CO_2 prin spațiile intercelulare la frunzele hipostomatice (d. Péterfi şi colab., 1972)

Dacă membranele celulelor asimilatoare sunt umede, permanent irigate cu apă absorbită din sol, CO_2 din aerul circulant în spațiile intercelulare, cu o mare capacitate de hidrosolubilitate, se dizolvă în apă şi trece în acid carbonic (H_2CO_3), care, după disociere, dă forme ionice HCO_3^- CO^-_3 ce pătrund în citoplasma celulară până la cloroplaste.

Ca atare, rezultă că o primă condiție a fotosintezei este deschiderea osteolelor stomatelor şi prezența apei în cantități suficiente în țesuturile foliare. Noaptea, când stomatele sunt închise prin reacția fiziologică fotoactivă precum şi în perioadele de secetă, când stomatele sunt închise prin reacția hidroactivă, iar membranele celulare din mezofilul frunzei sunt uscate, fotosinteza este blocată: creşterea plantelor stagnează din lipsa asimilatelor noi sintetizate.

Absorbția energiei luminoase. Etapa a doua a fazei Hill din desfăşurarea fotosintezei constă în captarea luminii de către pigmenții asimilatori sub formă de fotoni. Intensitatea acestui proces fotofizic este proporțională cu numărul de fotoni absorbiți, ceea ce face ca necesarul de lumină pentru fotosinteză să se exprime prin numărul de cuante/moleculă.

În captarea energiei luminoase, rolul principal îl reprezintă clorofila a_{683} din sistemul I de pigmenți, care acționează ca un sensibilizator optic şi participă direct la captarea cuantelor de lumină, îndeosebi a fotonilor roşii şi albaştri.

Energia luminoasă, fixată de clorofila a_{683} , este transferată pe moleculele de clorofilă a_{700}, într-un timp foarte scurt (10^{-8}-10^{-9} sec.), după principiul rezonanței inductive. Acest transfer de energie este posibil numai atunci când distanța dintre moleculele de clorofilă este sub 50-100Å, condiție realizată în cuantozomi. Se consideră că în acest proces, 200 molecule de clorofilă a_{683}, aranjate într-un fascicul, au funcția

asemănătoare unei lentile, care captează fotonii şi îi concentrează într-un punct focal, respectiv pe molecula de clorofilă a_{700}, cu rol de depozit primar al energiei luminoase.

Pigmenţii din sistemul II de pigmenţi (clorofila a_{672}, clorofila b_{644}, carotina şi xantofila) participă indirect în această etapă fotofizică, prin captarea unei cantităţi reduse de fotoni pe care îi transferă pe clorofila a_{683} prin inducţie moleculară sau prin fenomene de rezonanţă.

Transformarea energiei luminoase în energie chimică. Cea de-a treia etapă a fazei Hill din procesul fotosintetic cuprinde trei subetape:

- fotofosforilarea aciclică;
- fotofosforilarea ciclică;
- fotoliza apei.

Prin procesele de fosforilare, plantele verzi înmagazinează o parte din energia liberă care provine din activitatea metabolică proprie sau de la soare şi conservă un anumit potenţial energetic sub formă de molecule stabile, bogate în energie, de ATP, care, prin hidroliză este utilizat în satisfacerea nevoilor termodinamice ale reacţiilor endergonice din metabolism. În aceste procese ATP-ul este într-o continuă sinteză şi hidroliză.

La animale, cea mai mare parte a energiei este produsă din sinteza ATP în procesul de fosforilare oxidativă, care are loc la nivelul mitocondriilor. La plantele verzi fotoautotrofe există, pe lângă fosforilarea oxidativă, procese de sinteză a ATP prin fosforilare fotosintetică sau fotofosforilare. Procesul prin care se creează un compus fosforilat, bogat în energie, de origine fotochimică, independent de oxidările respiratorii.

Fotofosforilarea aciclică. În momentul transferului de energie de pe molecula de clorofilă a_{683} pe molecula de clorofila a_{700} are loc o excitare de scurtă durată a electronilor din atomul de Mg^{++}, care determină ca doi electroni (e^-) să se desprindă de pe clorofilă şi să se cupleze cu fotonii de lumină. În această stare de excitaţie, electronii liberi, cu un nivel energetic ridicat, sunt transportaţi de anumite substanţe (NADP, citocromii b şi f, vitamina K şi FMN- flavinmononucleotid) şi trece, împreună cu fotonii, pe diferite sisteme de oxidoreducere (feredoxina, NADP şi feredoxin – NADP-reductaza.)

Feredoxina este o heteroproteină cu greutate moleculară de 10 500 – 13 000, având 95-100 aminoacizi şi o grupare prostetică ferosulfurică (2Fe – 2S), care îi dau culoare roşie. Biosinteza ferodoxinei are loc în ribozomii citoplasmatici, prin reacţii dependente de lumină.feredoxina prezintă absorbţii maxime din spectrul de lumină la 227 nm, 330 nm şi 420 nm, cu variaţii funcţie de modul de legare a atomilor de Fe^{++} pe molecula proteică. Îndeplineşte rolul unei pile electrice, împreună cu cuantozomii şi lamelele granelor, fiind activă în fluxul electronic aciclic care implică fotoreducerea moleculelor de $NADP^+$.

Feredoxin-NADP-reductaza este o flavoproteidă, cu greutatea moleculară = 40 000, cu o punte _ S_S şi patru grupări _SH, conţine ca grupare prostetică FAD (flavin-adenin-dinucleotid).

Din momentul trecerii fotonilor de feredoxină, aflată în stare oxidată, are loc fotoreducerea feredoxinei şi deplasarea în continuare a electronilor energizanţi pe sistemul piridin-nucleotid, unde are loc reducerea $NADP^+$ în NADPH, într-un proces catalizat de feredoxin _ NADP_ reductaza.

În acest moment are loc transformarea energiei luminoase în energie chimică potențială, înmagazinată în legături macroergice (ATP şi NADPH):

$$ADP + 2H_2O + P \text{ anorganic} \xrightarrow[\text{feredoxină}]{\text{hv. 7600cal/mol}} ATP + 4H^+ + O_2$$

$$4NADP^+ + 4\,H^+ \rightarrow 4\,NADPH$$

Acest proces de transformare energetică a fost denumit fotofosforilare aciclică, care asigură producerea în corpul plantei a unei cantități de ATP de 30 de ori mai mare decât prin fosforilările oxidative ce au loc la nivelul condriozomilor.

Grupările ATP şi NADPH sunt componentele energetice care rezultă în faza de lumină a fotosintezei, folosite parțial în faza de întuneric pentru reducerea CO_2

În producerea unei molecule de NADPH sunt necesare două molecule de clorofilă a_{700}, care eliberează câte doi electroni energizanți (e^-), cu rol de reducere a unei molecule de $NADP^+$. Electronii eliberați nu mai revin direct la molecula de clorofilă.

Reacțiile succesive care cuprind fotodisocierea moleculei de apă la nivelul granelor constau din captarea a câte patru cuante de lumină (îndeosebi radiații roşii):

$$2ADP + 2H_2O + 2NADP^+ \xrightarrow[\text{feredoxină}]{\text{8fotoni}} 2\,ATP + 2\,NADPH + 2\,H^+ + O_2$$

Rezultă deci că în fotoliza apei îşi are originea H^+ utilizat în faza de întuneric pentru reducerea CO_2, precum şi O_2 eliberat în schimbul gazos fotosintetic. Din granele cloroplastelor, O_2 difuzează în citoplasmă, unde este dizolvat în apă, trece în spațiile intercelulare în stare gazoasă şi se elimină în mediul extern prin osteolele deschise ale stomatelor.

Fotofosforilarea ciclică. Cercetările au stabilit că în ciclul de reducere a CO_2 în faza de întuneric a fotosintezei necesită o cantitate mai mare de ATP decât NADPH, respectiv ATP / NADPH = 1,5/ 1

Din fotofosforilarea aciclică rezultă un raport egal cu unitatea ATP/NADPH =1 /1, diferența necesară de ATP fiind produsă în fosforilarea ciclică ce se desfăşoară la nivelul clorofilei a $_{700}$, aflată în stare excitată. După desprinderea electronilor energizanți, clorofila a_{700} prezintă două valențe libere şi trece în stare de biradical, pe o durată de $10^{-3} - 10^{-2}$ secunde, având un nivel energetic ridicat şi o mare capacitate de reacție.

În această stare, clorofila se încarcă pozitiv şi devine extrem de instabilă, capabilă să recepționeze de la un donator un electron şi un foton de H^+. Astfel clorofila trece în stare redusă, formă care poate realiza atât procese de sinteză, cât şi de descompunere a unor substanțe, prin reacții de oxidoreducere. Numărul moleculelor transformate pe această cale este egal cu numărul fotonilor absorbiți, conform principiului echivalenței fotochimice lui A Eistein, care stabileşte că o moleculă întră într-o reacție fotochimică

după ce a absorbit un foton, iar un mol de substanță poate reacționa numai după ce a absorbit $6{,}023 \cdot 10^{23}$ fotoni.

Între fosforilarea aciclică şi cea ciclică s-a stabilit o legătură directă la nivelul feredoxinei. De aici, electronul liber este transferat pe citocromul b_6 şi apoi pe citocromul f, pe care îi reduc prin reacții catalizate de sisteme enzimatice specifice. Prin intermediul citocromilor, clorofila îşi recapătă electronii pierduți, a căror energie se acumulează sub formă de grupări macroergice ATP.

În afară de citocromi, donatori de electroni pentru clorofila excitată pot fi: vitamina K, FMN şi plastochinona, intermediari în transportul energiei captate de pigmenții din sistemul II.

În acest mod se realizează fotofosforilarea ciclică într-un circuit închis, în care clorofila a serveşte concomitent atât ca donator cât şi ca acceptor de electroni. În toate aceste reacții fotochimice, cationul Mg^{++} nu îşi modifică valența, deşi molecula de clorofilă a poate să elibereze sau să primească electroni. Această posibilitate se datoreşte modificării atomilor de azot din nucleii pirolici adiacenți care pot, temporar, să se încarce pozitiv sau negativ, grație rezonanței dublelor legături conjugate. Prin aceasta, clorofila poate să elibereze electroni sau să-i primească de la alte surse, producând un permanent flux electronic.

Grupările macroergice ATP care rezultă prin fotofosforilarea nu pot să difuzeze spre citoplasmă, întrucât membrana dublă a cloroplastelor este impermeabilă. Transferul energiei din cloroplaste în citoplasmă şi în diferite organite citoplasmatice se face prin intervenția triozo-fosfaților fotosintetizați şi a acidului fosfogliceric, care rezultă în reacțiile de glicoliză.

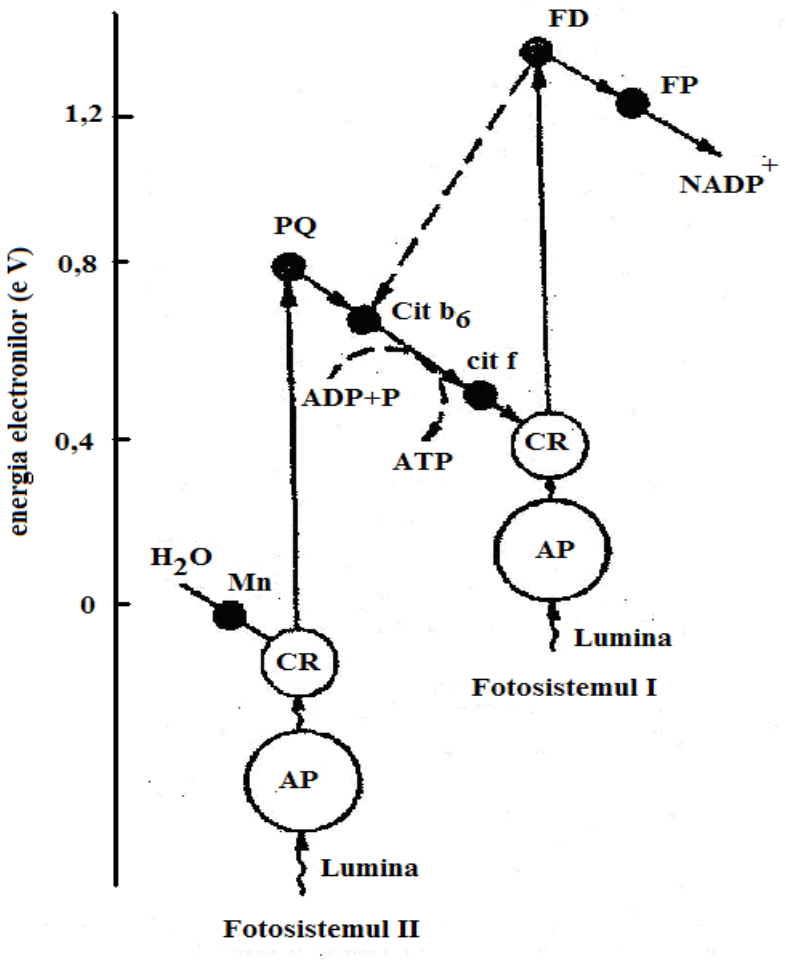


Figura nr. 48 - Reprezentarea schematică a transportului de electroni în fotosinteză

AP – antena de pigmenți; CR – centrul de reacție; Mn – substanță necnoscută, care conține mangan; PQ – plastochinonă; Cit b_6 – citocrom b_6; cit f – citocrom f; FD – ferredoxină; fp – flavoproteină, (d. Boldor şi colab., 1981)

5.4.2. Faza de intuneric a fotosintezei

Este denumită şi faza F.F. Blackmann sau faza termo-chimică enzimatică şi include anumite reacții biochimice, independente de lumină, dar dependente de temperatură, în care intervin anumite enzime localizate în stroma nepigmentată a cloroplastelor.

Principalele reacții ale fazei de întuneric sunt: integrarea carbonului pe o substanță acceptoare, reducerea CO_2, cedarea energiei înmagazinată în ATP şi NAPH în substanțele organice primare formate în fotosinteză (trioze fosforilate) şi polimerizarea acestora în substanțe organice complexe (glucide, lipide, proteină, acizi nucleici, pigmenți).

Prima reacție a carboxilării fotosintetice constă în fixarea CO_2 pe un complex organic acceptor, existent în stroma cloroplastelor:

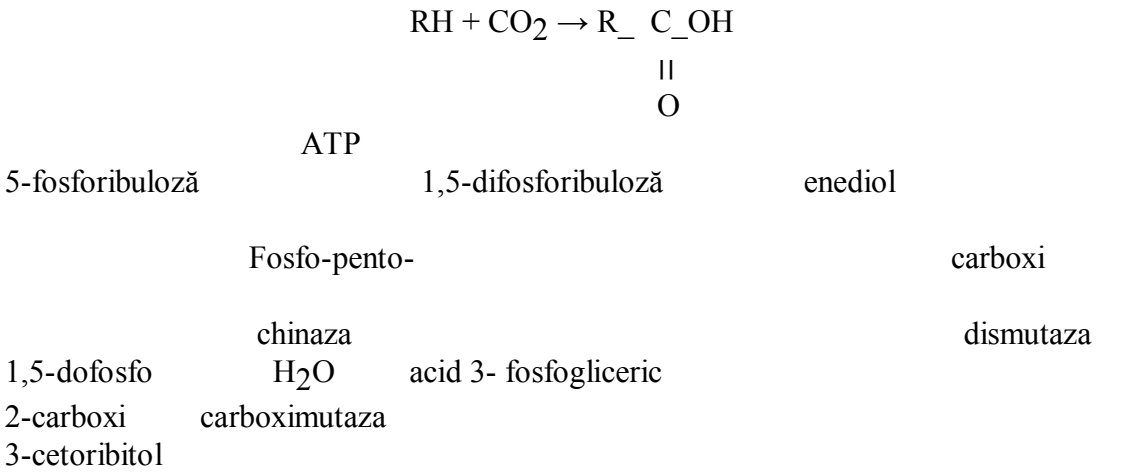


Figura nr. 49 - Fixarea CO_2 pe acceptor organic şi formarea acidului 3-fosfogliceric

Acid 3-fosfogliceric + ATP acid 1,3-difosfogliceric + ADP

Figura nr. 50 - Dubla fosforilare a acidului gliceric

În lanțul de procese biochimice care au loc la întuneric, primul acceptor organic este compusul 5-fosforibuloza, care provine din hexoze, fosforilate printr-un lanț de reacții intermediare.

În afară de 5-fosforibuloza există şi alți acceptori pentru CO_2 (acid piruvic, acid oxalilacetic, glicina), dar cu rol foarte redus şi în alte procese metabolice.

Compusul 5-fosforibuloza este esterificat, în prezența enzimei de fosfopentochinaza şi a energiei date de ATP trecând în 1,5-difosforibuloză.

Prin mutarea grupării cetonice de la C^2 la C^3 se formează un compus izomer instabil (enediol) care în prezența carboximutazei (o enzimă cu grupări _SH esențiale) are capacitatea de a capta CO_2 la nivelul C^2, dând o nouă substanță instabilă (1,5-difosfo-2-carboxi-3-cetoribitol) şi energie calorică evaluată la 8 Kcal/mol CO_2 fixat. Ultimul compus instabil se rupe între C^2 şi C^3, sub acțiunea enzimei carboximutazei şi a H_2O, dând naştere la două molecule de acid 3-fosfogliceric.

Acidul 3-fosfogliceric este fosforilat în prezența unei grupări macroergice ATP şi a enzimei fosfoglicerochinaza, trecând în acid 1,3-difosfogliceric. În continuare, sub influența H^+ provenit din fotoliza apei şi difuzat în stroma cloroplastelor prin intermediul dehidrazelor, precum şi în prezența grupărilor nucleotidice reduse (NADPH, are loc reducerea acidului 1,3-difosfogliceric în aldehida 3-fosfoglicerică, rolul catalitic fiind îndeplinit de enzima 3-fosfogliceraldehiddehidrogenaza.

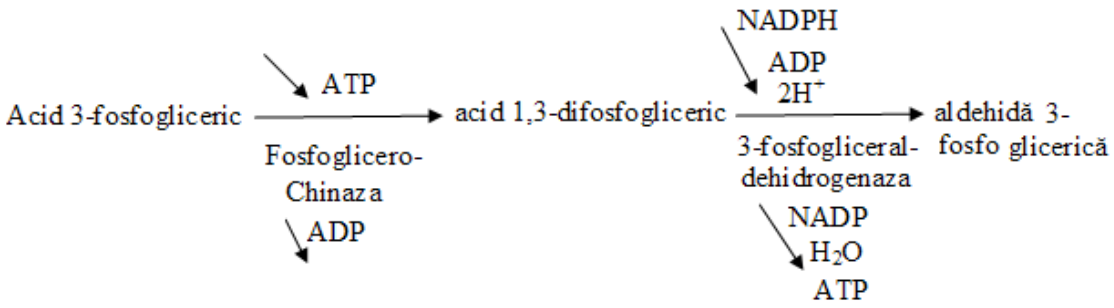


Figura nr. 51 - Reducerea acidului gliceric fosforilat cu NADPH şi H^+ provenite din fosforilarea fotosintetică

Aldehida 3-fosfoglicerică este o trioză fosforilată şi reprezintă cel mai simplu compus glucidic sintetizat în fotosinteză.

Pentru sinteza glucidelor mai complexe, respectiv formarea hexozelor, aldehida 3-fosfoglicerică este izomerizată în prezenţa triozofosfatozomerazei şi trece în 3-fosfodihidroxiacetonă.

Aldehidă 3-fosfoglicerică → 3-fosfodihidroxiacetonă

Figura nr. 51 - Izomerizarea aldehidei glicerice în dihidroxiacetonă

Sub acţiunea enzimei aldolaza are loc combinarea unei molecule de 3-fosfodihidroxiactonă, dând naştere la prima hexoză în stare dublă fosforilată, respectiv 1,6-difosfofructoza (esterul Harden-Zong).

Aldehida 3-fosfoglicerică — 3 Fosfo-hidroxiacetona

Triozofosfat-izomeraza

Aldolaza

1,6-Difosfofructoza

Figura nr. 52 - Sinteza acidului 1,6 difosfofructoza ca prima hexoză creată în fotosinteză

Prin procese de defosforilare, 1,6-difosfofructoza se transformă în 6 fosfofructoză (esterul Neuberg). Această defosforilare la nivelul cloroplastelor implică prezenţa feredoxinei, a cationului Mg^{++}, a grupării _SH şi a enzimei fructozo-1,6-difosfataza.

În continuare, prin reacţii de izomerizare, 6-fosfofructoza trece în 6-fosfoglucoză (esterul Robinson), iar prin defosforilare trece în glucoză,fructoză, manoză, galactoză.

1.6- difosfoglucoză — Esterul Harden-Jong — fosfataza

6-fosfofructoză — Esterul Neuberg — izomeraza

ferodoxină
redusă

6-fosfoglucoză Glucoză

Esterul Robison

Figura nr. 53 - Reacţii de izomerizare şi defoforilare pentru formarea diferitelor hexoze după fotosinteză

Acestea se păstrează în cloroplaste sau trec în leucoplaste, unde polimerizează în granule de amidon.

Pentru sintetizarea unei molecule de hexoză sunt necesare 6 molecule de CO_2, 18 molecule de ATP şi 12 molecule de NADPH, ceea ce denotă că în întregul lanţ al reacţiilor fotosintetice raportul de consum este: ATP/ NADPH = 18/12 = 1,5/ 1

Din calcule rezultă că pentru a obţine 100grame glucoză vor intra în reacţie:

$147\ g\ CO_2 + 60\ g\ H_2O + 374\ Kcal \rightarrow 100\ g\ C_6H_{12}O_6 + 107\ g\ O_2$.

Cocncomitent cu sintetizarea glucidelor solubile are loc şi metabolizarea lor trecând în diferiţi alţi compuşi organici. După numai 5 secunde de expunere la lumină într-o atmosferă cu carbon marcat ($C^{14}O_2$) apar acizi organici (malic, enolpiruvic), după 10 secunde se formează primii aminoacizi (alanina, acidul asparagic), iar după 30 secunde apar acidul citric, zaharoza şi diferiţi alţi aminoacizi (serina, glicina, acidul glutamic).

Tot din 6-fosfofructoza are loc regenerarea acceptorului organic (5-fosforibuloza) cu care începe lanţul carboxilărilor fotosintetice. În prezenţa tiamin-pirofosfatului (TPP) şi sub acţiunea unei transcetolaze, 6-fosfofructoza este scindată de 4-fosfoeritroză şi un complex enzimă- TPP-glicolaldehidă.

6-Fosfofructoză TPP 4-Fosfoeritroză + complex enzima –TPP- glicolaldehidă

Figura nr. 54 - Scindarea moleculei de 6-fosfofructoză cu formarea de 4-fosfoeritroză

În continuare, 4-fosfoeritroza, sub acţiunea unei aldolaze, se condensează cu 3-fosfodihidroxiacetona dând un glucid cu 7 atomi de carbon (1,7- difosfosedoheptuloza) care, prin hidrolizare sub acţiunea unei fosfataze, trece în 7-fosfosedoheptuloza.

În prezenţa tiamin-pirofosfatului (TPP) şi sub acţiunea unei transcetolaze, 7-fosfosedoheptuloza trece în 5-fosforiboză şi complexul enzimă –TPP- glicoaldehida iar sub acţiunea enzimei fosforibozoizomeraza, 5-fosforiboza trece în 5-fosforibuloza (primul acceptor al CO_2).

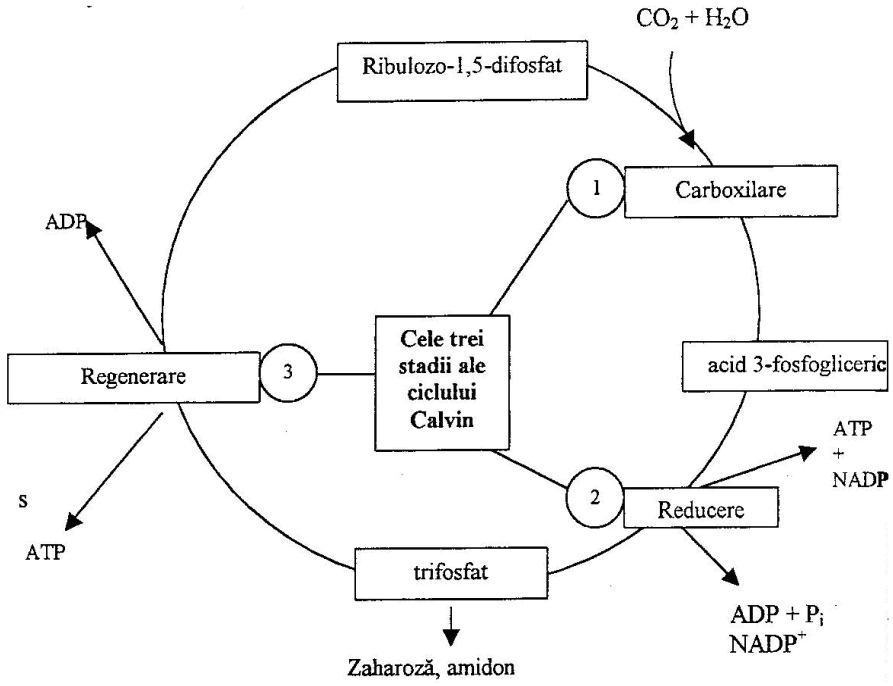


Figura nr. 55 - Ciclul Calvin cu cele trei etape: carboxilarea, reducerea şi regenerarea (d. Taiz, 1998)

Moleculele din complexul enzimă –TPP- glicoaldehidă se combină cu aldehidă-3-fosfoglicerică şi sub acţiunea unei transcetolaze trece în 5 –fosfoxiluloză, o cetopentoză fosforilată care sub acţiunea unei epimeraze devine 5-fosforibuloză.

În final, din conversia a cinci molecule de aldehidă 3-fosfoglicerică rezultă trei molecule de 5-fosforibuloză.

Acest ciclu de transformări biochimice, care începe din momentul acceptării CO_2 pe un substrat organic (5-fosforibuloza) şi sfârşeşte prin regenerarea acestui compus pentru o nouă fixare a CO_2, are durata de aproximativ 5 secunde şi este cunoscut sub numele de ciclul M. Calvin.

5.4.3. Tipuri fotosintetice la plante

Până în 1966 era admis că fixarea la lumină a CO_2 atmosferic şi încorporarea carbonului în substanţe organice s-ar face la toate speciile vegetale pe o cale unică, conform reacţiilor din ciclul CALVIN, denumit mai recent ciclul C_3, întrucât primul compus stabil, format după cuplarea CO_2 pe acceptorul organic, este un compus cu 3 atomi de carbon (acidul 3-fosfogliceric).

Există unele specii vegetale la care fixarea fotosintetică a CO_2 atmosferic se efectuează pe o altă cale (numită ciclul Hatch, Slack, Kortschak - HSK) sau ciclul C_4, pentru că primii compuşi stabili, formaţi după cuplarea CO_2, sunt doi produşi cu 4 atomi de carbon (acidul malic şi acidul aspartic), care derivă dintr-un compus instabil tot cu patru atomi de carbon (acidul oxalilacetic).

La plantele *Crassulaceae* s-a constatat un metabolism special (metabolismul acidului crassulacean, prescurtat CAM), prin care au capacitatea de a fixa, la întuneric,

cantităţi mari de CO_2 atmosferic şi provenit din respiraţia internă, pe care îl transformă în acid malic, printr-o dublă carboxilare în prezenţa ribulozo- 1,5-difosfocarboxilaza şi fosfoenolpiruvatcarboxilaza. La lumină, acidul malic este decarboxilat, iar CO_2 eliberat este redus prin ciclul C_3.

Speciile vegetale caracteristice tipurilor fotosintetice. Plantele de tipul C_3 formează majoritatea speciilor vegetale din zonele temperate şi tropicale (grâu, orz, ovăz, floarea soarelui, sfeclă pentru zahăr, tutun, etc.).

Plantele de tipul C_4, mai puţin numeroase, aparţin la două familii monocotiledonate şi opt familii de dicotiledonate. Dintre monocotiledonate există 7 specii din familia *Cyperaceae* şi 113 specii din familia *Gramineae*, iar dintre dicotiledonate aparţin de tipul C_4 16 specii *Amaranthaceae*, 22 specii *Chenopodiaceae*, 7 specii *Euphorbiaceae*, 1 specie din familia *Composite* etc. Cele mai importante plante cultivate şi din flora spontană care se integrează în tipul C_4 sunt: *Zea mays*, *Sorghum vulgare*, *Saccharum officinarum*, *Panicum miliaceum*, *Setaria italica*, *Cynodon dactylon*, *Atriplex* (*A. holocarpa*, *A. rosea*, *A. vesicaria*, *A. spongiosa*), *Amaranthus edulis* etc.

Modul de fixare fotosintetică a CO_2 se corelează cu arhitectonica internă caracteristică a ţesutului foliar şi a cloroplastelor. Fiecare fascicul vascular din limb este înconjurat de o teacă de celule perivasculare mari acoperită la exterior de un inel de celule mezofiliene (structura Karnz).

Plantele de tipul crassulacean sunt: *Seaum*, *Opuntia*, *Kalanckoë*, *Bryophyllum*. Ţesutul foliar este spongios cu celule palisadice care prezintă goluri mari şi vacuole mari.

La acelaşi gen de plante există specii de tip C_3 şi C_4, ceea ce permite realizarea unor încrucişări sexuate între plante din cele două tipuri şi obţinerea de hibrizi interspecifici cu potenţiale sporite de productivitate.

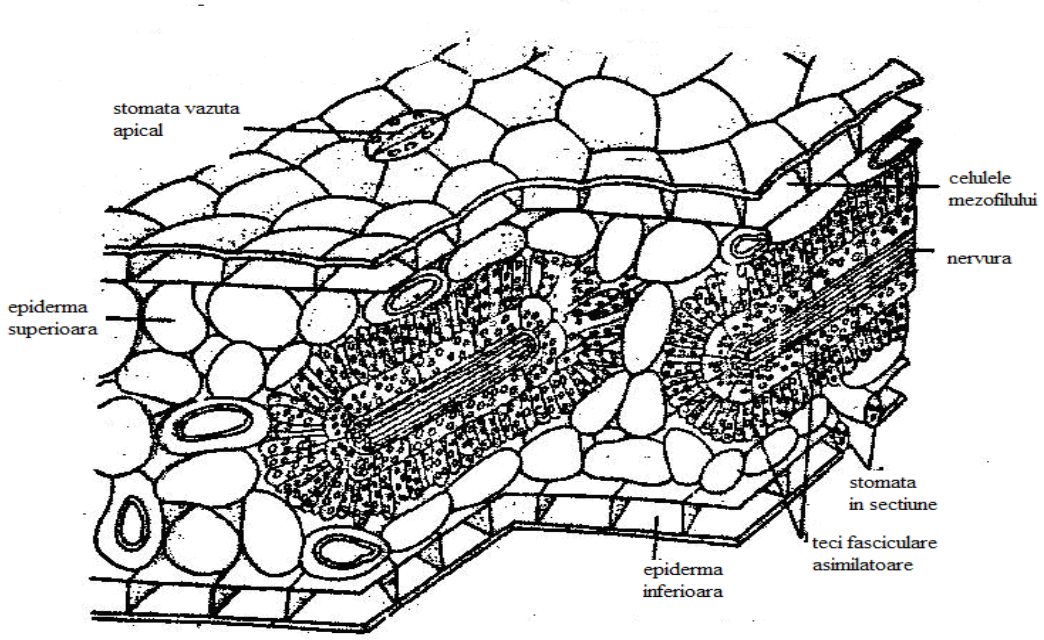


Figura nr. 56 - Structura frunzelor la plantele de tip C_4 (d. Milică şi colab., 1982)

Mecanismul carboxilărilor fotosintetice la plantele de tip C_4 şi CAM.

La tipul fotosintetic C_4, CO_2 atmosferic fixează la lumină un substrat cu 3 atomi de carbon rezultat din glicoliză (acidul fosfoenolpiruvic), a apărut prin fosforilarea acidului piruvic în prezența piruvat-fosfat-dichinazei.

Sub acțiunea fosfoenol-piruvat carboxilazei, apare un acid alfacetonic instabil, cu 4 atomi de carbon (acidul oxalilacetic).

Sub acțiunea a două melatdehidrogenaze, una cloroplastică ce necesită NADPH şi alta citoplasmatică ce necesită NADH, acidul oxalilacetic este redus în acid malic.

În unele cazuri, acidul oxalilacetic este aminat şi trece în acid aspartic, sub acțiunea aspartataminotransferazei.

La unele plante de tip C_4 (*Zea mays*, *Sorghum bicolor*, *Saccharum officinarum*, *Digitaria sanguinalis*) se acumulează preferențial acid malic (70% acid malic + 20% acid aspartic + 10% acid 3-fosfogliceric şi glucide fosforilate). În schimb, la alte specii (*Panicum*, *Amaranthus*, *Atriplex*, *Cynodon*) se acumulează mai ales acid aspartic, diferențele fiind datorate garniturilor enzimatice specifice.

Acizii dicarboxilici de tipul C_4 (oxalilacetic, malic, asprtic) suferă o decarboxilare la nivelul grupării din C_4 dând acid piruvic, care se fosforilează, în prezența piruvatdichinazei, trecând în acid fosfoenolpiruvic, substrat care poate servi pentru o nouă carboxilare primară.

CO_2 degajat la carboxilarea acizilor dicarboxilici, cu formare de acid piruvic, este captat de enzima ribulozo-1,5-difosfocarboxilaza, care o trece pe 1,5-difosoribuloză, trecând în acid 3-fosfogliceric, după reacțiile din ciclul Calvin- Benson (tipul C_3), ceea ce demonstrează că plantele de tip C_4 pot să combine la lumină şi întuneric după reacțiile caracteristice celor două tipuri (C_4 şi C_3).

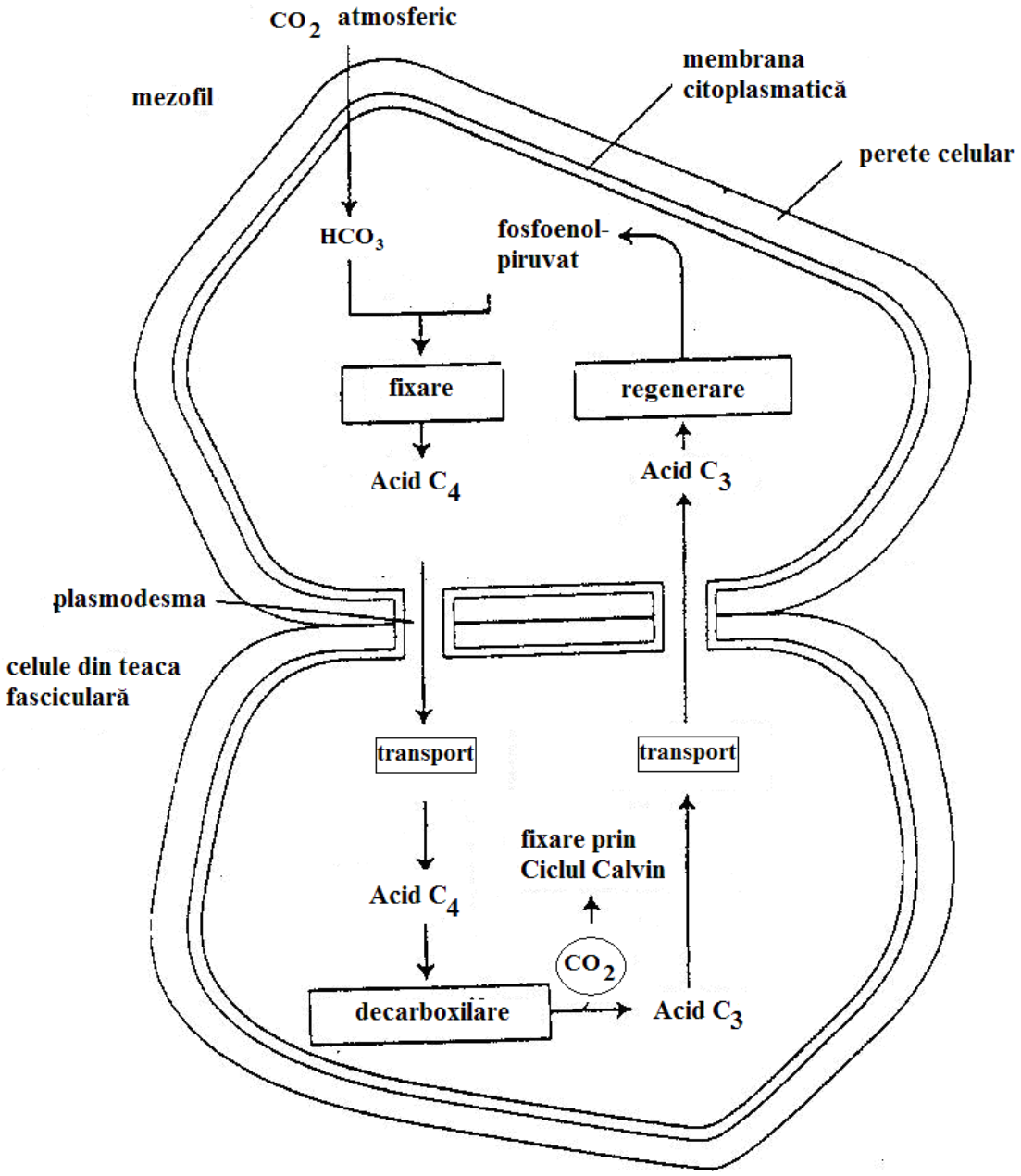


Figura nr. 57 - Stadiile fixării CO_2 la plantele de tipul C_4 (d. Taiz, 1998)

Formarea acizilor decarboxilici cu 4 atomi de carbon are loc în celulele mezofilului foliar, iar decarboxilarea se face în celulele din teaca fasciculelor vasculare.

Pentru 1 mol CO_2 fixat de plantele C_4 sunt utilizate 5 mol ATP şi 2 mol NADPH.

Frunzele speciilor de tip C_4 au intennsităţi foarte ridicate de asimilaţie netă (42-85mg CO_2/ dm^2/ h) şi o fotorespiraţie foarte scăzută, practic nulă, comparativ cu plantele de tip C_3 cu fotosinteză netă pe jumătate şi cu pierderi prin fotorespiraţie de 25-33%.

Plantele cu carboxilare tip CAM sunt capabile să fixeze cantităţi mari de CO_2, atât din atmosferă cât şi din respiraţia internă. Fixarea fotosintetică a CO_2 la Crassulaceae implică două sisteme: a) primul se desfăşoară pe calea beta-carboxilării acidului fosfoenolpiruvic sub acţiunea fosfoenolpiruvatcarboxilazei urmată de reducerea acidului oxalilacetic în acid malic sub acţiunea malatdehidrogenazei; b) al doilea sistem este catalizat de acţiunea ribulozo-1,5-difosfocarboxilazei, dând, după fixarea CO_2 un acid cu 3 atomi de carbon (acidul 3-fosfogliceric) care se reduce prin ciclul Calvin, asemănător plantelor cu metabolism de tip C_3.

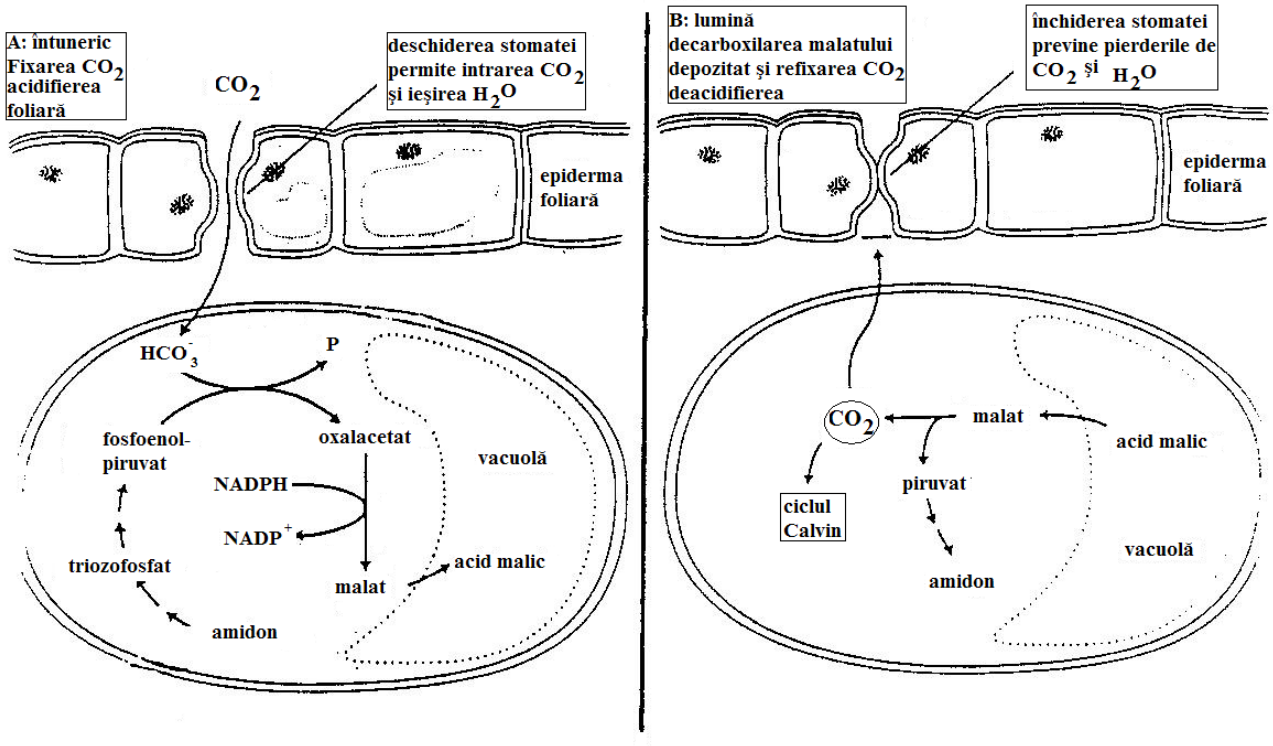


Figura nr. 58 - Mecanismul metabolismului de tip CAM: (A) la întuneric; (B) la lumină (d. Taiz, 1998)

5.4.4. Relaţia dintre fotosinteză şi fotorespiraţie

Fotosinteza şi respiraţia sunt două lanţuri opuse şi concomitente ale metabolismului; una include absorbţia CO_2 şi convertirea luminii în energie chimică acumulată în legături C_C sau C_H, iar cealaltă se caracterizează prin schimburi gazoase inverse şi ruperea legăturilor macroergice cu eliberare de energie. Transferul de electroni în fotosinteză are loc de la H_2O spre $NADP^+$, iar în respiraţie de la $NADPH + H^+$ spre O_2.

O parte din materia organică acumulată în fotosinteză este degradată prin respiraţie, ceea ce impune ca în calcularea fotosintezei reale totale să se însumeze fotosinteza aparentă cu respiraţia.

Mult timp s-a considerat că valoarea respirației este constantă, la lumină sau la întuneric. Există o stimulare a respirației la lumină, prin accelerarea unor reacții de oxidare asupra substraturilor direct legate de metabolismul intermediar al fotosintezei. La lumină *fotorespirația* poate fi de 3-5 ori mai intensă decât procesele respiratorii de la întuneric. Ea poate fi pusă în evidență la plantele de tip metabolic C_3 (grâu, sfeclă, spanac, tutun), dar este aproape nulă la plantele de tip C_4 (porumb, trestia de zahăr şi alte specii originare din regiuni tropicale, subtropicale şi deşertice).

La plantele de tip C_3, fotorespirația este puternic intensificată prin creşterea conținutului de O_2 din atmosferă până la plafonul de 100% de O_2. Lumina are efecte stimulatoare pe o durată scurtă, mai active fiind radiațiile albastre.

Fotorespirația creşte paralel cu ridicarea temperaturii până la un anumit plafon termic optim care este, în general, inferior celui de la respirația în întuneric, dar superior celui de la fotosinteza reală şi aparentă.

Mecanismul fotorespirației a fost elucidat prin marcarea compuşilor fotosintetizați cu C^{14}, stabilindu-se că sub acțiunea enzimei ribulozodifosfocarboxilaza, care în fotosinteză fixează CO_2 la enediol, manifestă aici o afinitate ridicată pentru O_2 şi acționează ca o oxigenază, catalizând formarea în cloroplaste a acidului glicolic.

Prin oxidarea 1,5-difosforibulozei apare acidul 3-fosfogliceric şi acid 1-fosfogliceric, care este hidrolizat sub acțiunea catalitică a unei fosfataze specifice şi trece în acid glicolic. Oxidarea acidului glicolic în acid glioxilic este realizată de peroxizomi, organite citoplasmatice ovoide cu proprietățile unei catalaze.

Peroxizomii posedă o enzimă (glutamatglioxilataminotransferaza), activă în catalizarea formării glicinei, care se decarboxilează în prezența enzimei serinhidroximetiltransferaza, cu formarea aminoacidului serina şi cu eliberarea de CO_2.

Serina poate fi utilizată în sinteza proteinelor sau este tranformată în acid gliceric, ce este redus în cloroplaste prin ciclul fotosintetic Calvin.

În timp ce la speciile de tip C_3 fotorespirația determină pierderi foarte mari ale productivității, la speciile de tip C_4 fotorespirația este foarte redusă sau aparent absentă, datorită capacității ridicate de reținere a CO_2, legat cu o afinitate puternică de enzima fosfoenolpiruvatcarboxilaza.

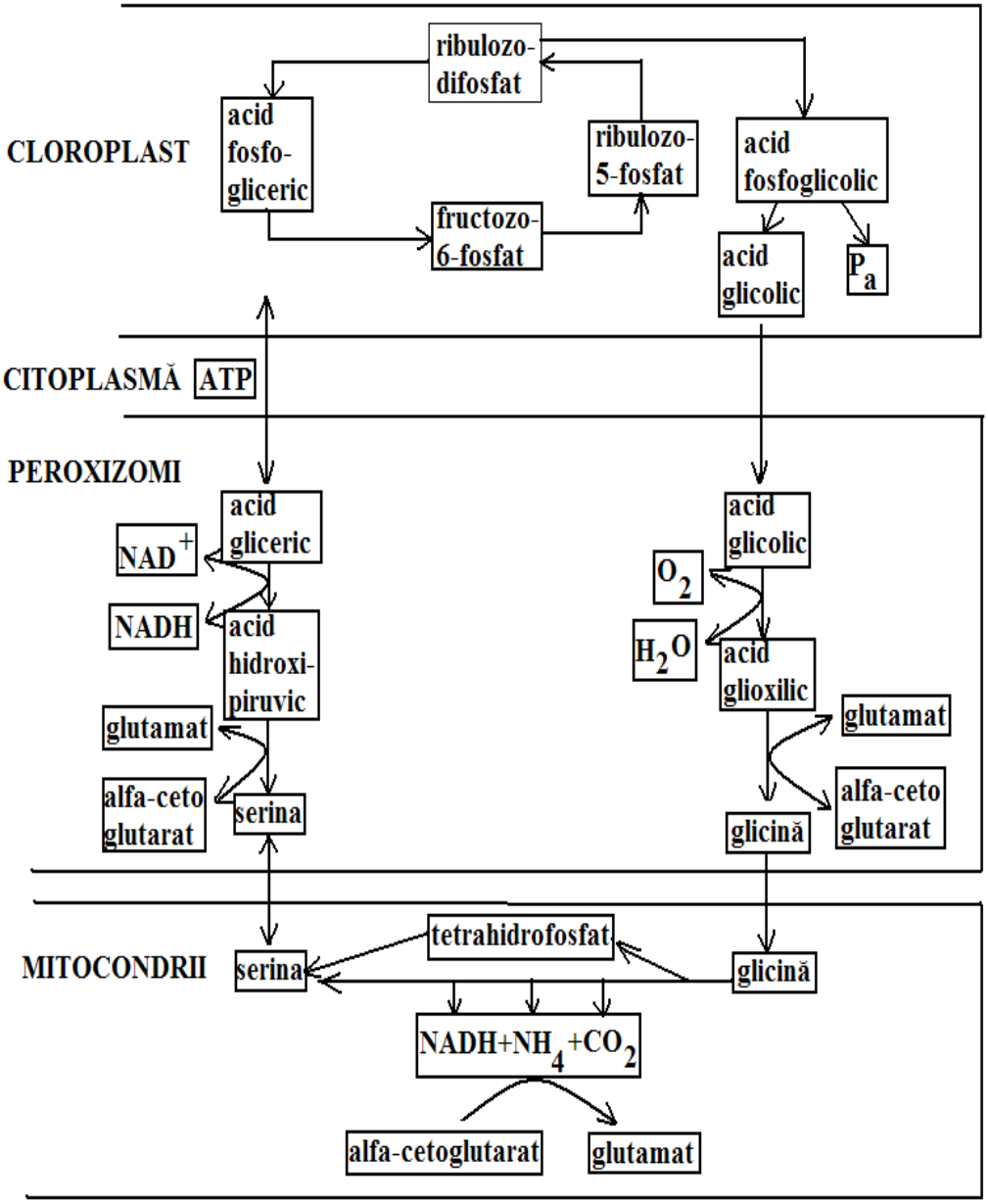


Figura nr. 59 - Schema procesului de fotorespirație (d. Burzo şi colab, 1999)

5.5. Factorii care influențează fotosinteza

Prin schimbul permanent de substanțe şi energie, plantele se află într-un contact intim cu mediul înconjurător, iar intensitatea fotosintezei are la bază acțiunea factorilor externi şi a unor factori interni, determinați de însăşi natura plantelor şi de interacțiunea tuturor factorilor.

5.5.1. Factorii externi

Lumina. Fotosinteza depinde într-o foarte mare măsură de intensitatea luminii şi de durata acţiunii sale asupra frunzelor.

Pentru plantele heliofile cultivate în zona temperată există o relaţie de proporţionalitate directă între intensitatea proceselor fotosintetice şi intensitatea luminii până la 50 000 lucşi. Peste această limită are loc o plafonare a activităţii fotosintetice, cu valori de asimilare maximă până la 100 000 lucşi. La o intensitate luminoasă mai mare de 100 000 lucşi începe inhibarea fotosintezei, astfel că la 140 000 lucşi procesele asimilatoare încetează total.

În condiţiile din zona temperată, intensitatea luminii variază în limite foarte largi, ajungând la 100 000 lucşi în mijlocul zilelor de vară şi numai câţiva lucşi în nopţile cu lună plină. Între aceste limite, intensitatea luminii depinde de grosimea stratului de aer străbătut, precum şi de prezenţa norilor din atmosferă, care reţin razele de lumină, îndeosebi radiaţiile AIV, cu lungimi de undă mai mici.

La plantele heliofile, intensitatea fotosintezei creşte în relaţie directă cu cu intensitatea luminii până la 1/5 din lumina solară maximă, urmează apoi o creştere mai lentă până la ½ din lumină directă, după care se plafonează. Atingerea plafonului maxim în activitatea fotosintetică se realizează atunci când cloroplastele sunt suficient iluminate. La o iluminare excesiv de puternică, peste pragul de adaptabilitate, sunt vătămate, cloroplastele, enzimele şi pigmenţii. Această situaţie se întâmplă la scoaterea directă a plantelor din seră (cu lumină redusă) în câmp deschis (cu lumină solară directă).

Între plantele heliofile şi cele ombrofile există diferenţe de reacţie faţă de intensitatea de lumină, explicate prin unele deosebiri anatomo-morfologice.

Plantele heliofile au frunze mai groase, cu mai multe stomate, cu ţesut palisadic mai bine dezvoltat, cu 2-3 straturi de celule, reţea deasă de nervuri, celule mici, cloroplaste mai mici, cantitatea de clorofilă mai redusă, cu un raport mai mic între pigmenţii verzi şi cei galbeni.

La frunzele plantelor ombrofile, celulele palisadice sunt mai scurte şi dispuse pe un singur strat, astfel că iluminarea cloroplastelor se poate realiza la o intensitate mai redusă a luminii incidente. În cazul plantelor ombrofile (în desişuri şi păduri, precum şi plantele ornamentale din apartamente), atingerea plafonului fotosintezei maxime are loc la 1/8 -1/10 din lumina solară directă (aproximativ 10 000-12000 lucşi).

Scăderea intensităţii fotosintezei poate începe chiar de la 15 000 lucşi, datorită vătămării protoplasmei celulelor asimilatoare sau a pigmenţilor verzi din cloroplaste.

În coroana pomilor există o variaţie distinctă sub aspectul adaptării la condiţiile diferite de iluminare. Frunzele din centrul coroanei, cu cantitate de clorofilă mai redusă, nu pot elabora substanţe organice nici pentru consumul propriu şi de aceea apelează la asimilatele produse de frunzele mai active din vârful tulpinii sau ramurilor, expuse la lumină directă.

Diferenţele dintre speciile heliofile şi ombrofile mai pot fi consemnate sub aspectul intensităţii luminoase minime la care începe asimilaţia CO_2: 80-100 lucşi la plantele de lumină şi numai 8-10 lucşi la plantele de umbră.

Cele mai importante din punct de vedere practic sunt datele asupra punctului de compensaţie care reprezintă intensitatea de lumină la care cantitatea de CO_2 absorbit în

fotosinteză este egală cu cea eliminată în procesul de respiraţie. La acest nivel, fotosinteza este în echilibru cu respiraţia, iar planta stagnează în creştere, întrucât nici nu câştigă şi nici nu pierde substanţă organică.

Cunoaşterea intensităţii luminoase care asigură creşterea normală are o mare importanţă în stabilirea densităţii culturilor, îndeosebi la plantele cultivate în condiţii de lumină artificială (solarii, sere), ştiut fiind că la o intensitate luminoasă sub punctul de compensaţie planta mai mult consumă prin respiraţie decât asimilează prin fotosinteză.

Punctul de compensaţie are valori mai ridicate la plantele heliofile (500-1000 lucşi) şi mai reduse la cele ombrofile (100-300 lucşi), diferenţele fiind datorate şi altor factori, cum ar fi:

-intensitatea diferită a respiraţiei;
- temperatura mediului;
- vârsta frunzelor.

La frunzele tinere, punctul de compensaţie are valori mai mari, datorită unei respiraţii mai intense comparativ cu frunzele bătrâne. La temperaturi scăzute, punctul de compensaţie se deplasează spre intensităţi mai slabe de lumină întrucât scade mult intensitatea respiraţiei. La culturile cu densitate mare, pentru o productivitate maximă a fotosintezei este necesar să se asigure ca frunzele cele mai umbrite, situate la baza plantei, să fie expuse la o intensitate luminoasă deasupra punctului de compensaţie. În caz contrar, consumul este mai intens decât acumularea de substanţe organice, iar frunzele pier lent prin inaniţie.

Compoziţia spectrală a luminii. Radiaţiile de lumină din spectrul vizibil, cu lungimi de undă între 400 şi 700 nm, sunt absorbite în proporţie de 82%, iar restul de 18% se reflectă sau străbate frunza. Randamentul fotosintetic şi direcţia de sinteză organică depind de calitatea luminii absorbite de frunze.

Lucrările făcute cu specia *Cosmos bipinatus* au arătat că în lumină roşie se acumulează cea mai mare cantitate de biomasă uscată. Prin absorbţia radiaţiilor ROG plantele sintetizează mai multe glucide, iar prin absorbţia radiaţiilor AIV se intensifică sinteza substanţelor proteice. Această particularitate poate fi folosită la plantele cultivate în lumină artificială modificând conţinutul în glucide sau proteine funcţie de îmbogăţirea luminii cu radiaţii roşii sau albastre.

În practica horticolă este folosită şi lumina monocromatică. În serele cu geamuri colorate în roşu şi albastru sau în solariile acoperite cu folii de material plastic, care au fluorescenţă roşie-albăstruie, asociind şi ceilalţi factori de vegetaţie la plafoane optime, se pot obţine producţii sporite de tomate, ardei, salată, spanac, fasole etc.

Aplicarea radiaţiilor infraroşii, cu lumini de undă peste 750 nm, poate provoca efecte dăunătoare în cazul când sunt absorbite de frunze, deoarece se transformă în căldură şi intensifică transpiraţia în mod inutil.

În natură se constată că la diferite ore din zi variază proporţia radiaţiilor de lumină în raport cu unghiul de incidenţă a razelor faţă de orizontala locului. În orele dimineţii sau spre seară creşte procentul radiaţiilor roşii, iar cu cât unghiul de incidenţă este mai apropiat de 90^0 (spre prânz) creşte procentul radiaţiilor cu lungime de undă scurtă (ultraviolet, violet, indigo, albastru).

Concentraţia CO_2. Prin mărirea concentraţiei de CO_2, peste valorile medii existente în atmosferă (0,03%), are loc o intensificare progresivă a fotosintezei, cele două elemente fiind într-o relaţie ce se înscrie într-o curbă logaritmică, cu o zonă de

plafonare în partea superioară. Mărirea concentrației de CO_2 de 8 ori față de existentul din atmosferă, respectiv până la 0,24%, determină o intensificare a fotosintezei după o relație lineară. Prin mărirea concentrației de CO_2 la plafoane şi mai ridicate, intensitatea fotosintezei prezintă valori în continuă creştere, aflate în relație logaritmică cu doza de CO_2. Această creştere este în strânsă legătură cu modul în care se manifestă ceilalți factori mai ales, intensitatea luminii şi temperatura.

Îmbogățirea cu CO_2, a atmosferei din mediul natural este constatată în lunile aprilie şi octombrie, din cauza respirației microorganismelor din sol, activate la o umiditate crescută. În lunile de vară mărirea artificială a dozei de CO_2 este necesară mai ales în orele de după prânz, când procentul de CO_2 din aer este redus, ca urmare a activității fotosintezei intense de până la prânz.

Limita superioară a CO_2, care devine toxică pentru celulele asimilatoare, este greu de precizat, întrucât este în strânsă dependență de alți factori externi. La doze exagerate (peste 3-10%) CO_2 devine toxic asupra protoplasmei şi determină o reducere a intensității fotosintezei mai sensibile fiind tomatele şi floarea soarelui. Unele specii care conțin cantități mari de acizi organici (vița de vie) sunt mai puțin sensibile la doze mari de CO_2, suportând chiar concentrații de peste 10%.

Limita inferioară a concentrației de CO_2 la care începe procesul de fotosinteză este cuprins între 0,008 şi 0,11%.

Pătrunderea CO_2 în frunze este în relație directă cu intensitatea mişcării curenților de aer şi cu mărimea presiunii atmosferice. Curenții de aer deplasează din jurul frunzelor stratul de aer sărăcit în CO_2 prin fotosinteză şi aduc, în schimb, mase noi de aer proaspăt, cu o concentrație normală de CO_2. De asemenea, s-a constatat că pătrunderea CO_2 în frunze se face prin difuziune la o anumită presiune atmosferică. La altitudini mari scade presiunea atmosferică, scade concentrația de CO_2 din aer şi se reduce intensitatea fotosintezei. Relația dintre presiunea atmosferică şi difuziunea CO_2 în frunze este unul dintre factorii de bază care determină zonalitatea verticală a vegetației.

Temperatura. La majoritatea speciilor de plante fotosinteza începe în jur de 0^0C şi se intensifică paralel cu creşterea temperaturii; la fiecare 10^0 se înregistrează o intensificare a fotosintezei de 1,5-1,6 ori, fiind în relație cu creşterea vitezei reacțiilor chimice (conform legii lui Van't Hoff).

Temperaturile optime pentru o fotosinteză intensă sunt cuprinse între 20 şi 37^0C, cu unele variații funcție de specie: 32^0C la cartof, 35^0C la tomate şi salcâm, 37^0C la castravete. Cu toate acestea, ținând plantele timp mai îndelungat la temperaturi de 37^0C, fotosinteza scade în intensitate datorită unei acțiuni dăunătoare asupra cloroplastelor, iar temperatura optimă se deplasează spre temperaturi mai joase.

Valorile optime ale temperatrurii sunt influențate de intensitatea luminii şi de conținutul în CO_2 din atmosferă. Dacă doza de CO_2 se menține constantă (0,03%) se observă că la o intensitate slabă de lumină temperatura optimă pentru fotosinteză este de 10^0C. În schimb, la o iluminație puternică se realizează cantități mari de produse intermediare, care pot fi metabolizate numai la temperaturi mai ridicate.

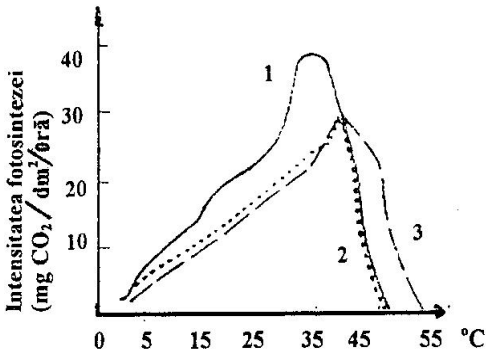


Figura nr. 60 - Dependența fotosintezei de temperatură la cartof (1), tomate (2) şi castravete (3) (d. Sălăgeanu, 1972)

Când temperatura depăşeşte 37-40^{0}C procesul de fotosinteză scade rapid, până la întreruperea totală, datorită vătămării protoplasmei, frânarea activității enzimatice şi inactivarea cloroplastelor. Fotosinteza reală devine nulă, iar peste 45^{0}C are chiar valori negative, deoarece respirația a egalat şi chiar depăşit valoarea fotosintezei aparente.

La plantele din zone reci, la speciile cu frunze persistente sau care iernează în stare vegetativă, fotosinteza poate avea loc şi la temperaturi negative (-4^{0}C la grâu, -5^{0}C la molid, brad, ienupăr, mahonia).

Apa. Fotosinteza depinde în mare măsură de aprovizionarea cu apă a țesuturilor frunzelor care asigură turgescența celulelor stomatice, cu rol în deschiderea sau închiderea stomatelor. Apa are rol şi în hidratarea normală a celulelor asimilatoare şi ca materie primă în fotosinteză, prin cedarea O_2 în fotoliza apei şi prin cedarea H_2 utilizat în reducerea CO_2 fixat în gruparea carboxilică a acidului gliceric.

La plantele terestre, fotosinteza maximă are loc atunci când țesuturile frunzelor au o saturare cu apă de 87-92%, deci cu un uşor deficit de 8-13%

Excesul de apă, până la saturarea completă a celulelor, este dăunător deoarece are loc inundarea spațiilor intercelulare, blocarea proceselor metabolice ale celulelor, diminuarea respirației, diminuarea absorbției radiculare a apei şi sărurilor minerale din sol. De aceea, la culturile irigate, intensitatea maximă a fotosintezei are loc abia la 1-3 zile după udare.

La un deficit mare de apă, în timpul secetei atmosferice şi a solului, fotosinteza scade mult în intensitate sau încetează complet, în momentul când s-a ajuns la coeficientul de ofilire. În acest caz are loc o deshidratare accentuată a celulelor asimilatoare, apar dereglări funcționale la nivelul cloroplastelor, nu se poate realiza dizolvarea CO_2 la nivelul membranelor uscate ale celulelor palisadice, creşte vâscozitatea protoplasmei, iar enzimele acționează hidrolitic. Fără apă se produc mişcări hidroactive de închidere a osteolelor stomatelor, ceea ce împiedică pătrunderea aerului cu CO_2 în frunze şi are loc o creştere exagerată a vâscozității protoplasmei. Dacă după o secetă prelungită survine ploaia, fotosinteza este reluată, însă atingerea valorilor maxime se constată numai după vreo 7-10 zile.

Umiditatea relativă a aerului. Determină o fotosinteză intensă atunci când se găseşte la valori cuprinse între 70 şi 90% şi provoacă o scădere considerabilă a proceselor fotosintetice la valori de 35-40%, întâlnite pe timp de arşiță, la orele de prânz.

Substanțele minerale. Au un rol important în procesele de asimilație. Unele elemente minerale (Mg, N) participă la alcătuirea moleculei de clorofilă, altele intră în componența proteinelor din grane sau din întreaga masă foliară (N, P, S) .

O serie de alte elemente minerale au rol de a cataliza diferite reacții fotosintetice.

Fierul determină o stimulare a sintezei nucleilor pirolici din molecula de clorofilă şi este un component important al citocromilor şi ferodoxinei, ambele implicate în desfăşurarea fazei de lumină a fotosintezei.

Manganul este un activator al reacțiilor de oxidoreducere şi are rol în sinteza clorofilei, cuprul intervine în menținerea stabilității complexului clorofilolipoproteic din cloroplaste.

Fosforul şi potasiul au rol important în sinteza glucidelor solubile şi a amidonului; borul stimulează transportul asimilatelor din frunze, asigurând condiții favorabile pentru fixarea unor noi cantități de CO_2.

În cazul deficitului de azot, simptomele caracteristice (frunze galbene şi mici) sunt corelate cu modificările provocate în aparatul fotosintetic, ca: degradarea ultrastructurii cloroplastelor şi blocarea capacității fotosintetizante a pigmenților.

De aceea, desfăşurarea intensă a fotosintezei este realizată numai atunci când plantele sunt aprovizionate suficient cu toate aceste macroelemente şi microelemente.

Prezența substanțelor toxice. Fotosinteza este foarte sensibilă față de acțiunea unor substanțe toxice şi narcotice, provenite fie prin poluarea atmosferei fie prin stropirile sau prăfuirile cu pesticide. În prezența acestor substanțe (SO_2, As_2O_3, H_2S, HF, erbicide, insecticide, fungicide, cloroform, eter etilic etc.) intensitatea asimilatoare se reduce, datorită efectului nociv manifestat asupra citoplasmei, a cloroplastelor şi a enzimelor oxidoreducătoare implicate în fotosinteză.

Între specii există o variație de rezistență a aparatului asimilator la poluarea atmosferică. Salcâmul este cel mai rezistent şi de aceea se recomandă ca în jurul surselor de noxe să se facă plantații de salcâm sunt însă sensibile plantele de grâu, porumb, alte graminee, iar dintre speciile lemnoae, prunul, teiul, fagul, chiparosul etc. La acestea poluarea atmosferică, mai ales cu bioxid de sulf sau oxizi de azot, provoacă degradări profunde în structura cloroplastelor şi a clorofilei, frunzele se îngălbenesc şi pier în scurt timp. Dealtfel, degradarea cloroplastelor în prezența SO_2 se datoreşte faptului că acestea se combină uşor cu apa şi formează acid sulfuric, extrem de coroziv.

Oxigenul. Procesele fotosintezei sunt maxime atunci când concentrația de O_2 din atmosfera înconjurătoare este cuprinsă între 2 şi 20%. La concentrații mai mari de oxigen, în aer (peste 50%) intensitatea fotosintezei este mult diminuată.

5.5.2. Factorii interni

Dintre factorii interni care influențează desfăşurarea fotosintezei se pot menționa: specia de plantă, structura şi vârsta frunzei, cantitatea de clorofilă, acumularea asimilatelor în frunze etc.

Specia. S-a constatat că, în medie, plantele ierbacee au o intensitate fotosintetică de 5-10 mg $CO_2/dm^2/$ oră. Valori mai mari față de această medie se găsesc la leguminoase, probabil datorită unei bune aprovizionări cu azot, şi la floarea soarelui. La alte specii, fotosinteza este mai redusă (3-5 mg CO^2), de exemplu, la plantele lemnoase, datorită unei aprovizionări mai slabe a frunzelor cu săruri minerale, şi la plantele suculente, la care spațiile intercelulare sunt reduse, iar difuziunea CO_2 este foarte lentă (cactuşi).

Structura frunzelor. Are un rol important în pătrunderea CO_2 în frunze, printr-o serie de caractere anatomomorfologice, ca: grosimea limbului, a epidermei şi a cuticulei, densitatea stomatelor şi gradul lor de deschidere, suprafața spațiilor intercelulare, numărul straturilor de celule palisadice, numărul cloroplastelor şi capacitatea lor de funcționare.

Vârsta frunzelor. Intensitatea fotosintezei este maximă la frunzele mature, deoarece cloroplastele sunt mari, clorofila funcționează normal şi predomină metabolismul glucidic. La frunzele foarte tinere există o activitate fotosintetică mai redusă, datorită suprafeței foliare reduse, numărului de cloroplaste mai redus, mici şi cu clorofilă puțină. La frunzele bătrâne are loc o îmbătrânire a coloizilor materiei vii, scade activitatea enzimatică, cloroplastele se distrug, se reduce mult conținutul de clorofilă, iar fotosinteza scade sau încetează total, odată cu metabolismul glucidic.

La porumb, până la înflorit, cea mai intensă activitate fotosintetică se constată la frunza a patra de la vârf, iar rolul primordial se schimbă paralel cu maturarea şi îmbătrânirea frunzelor pe verticala plantei.

Funcție de variația intensității fotosintetice, în dependență de vârsta frunzelor, au fost elaborate criteriile ştiințifice care stau la baza tăierilor în verde (ciupit, cârnit, cioplit) utilizate în practica hortiviticolă.

Cantitatea de clorofilă. Determinările au stabilit că nu există, în toate cazurile, o proporționalitate directă şi permanentă între intensitatea fotosintezei şi conținutul de clorofilă din țesutul asimilatelor deoarece intervin alți factori, ca, vârsta frunzei, calitatea cloroplastelor şi capacitatea lor de funcționare, intensitatea luminii etc. O relație de proporționalitate directă dintre cantitatea de clorofilă şi intensitatea fotosintezei se constată la o iluminare slabă (spre seară sau pe timp noros), mai ales la frunzele bazale dintr-o cultură cu densitate mare sau la plantele ombrofile.

Plantele cu frunze verde-închis (cu multă clorofilă) asimilează mai intens în condițiile unei nebulozități mai mari, ceea ce arată că speciile şi soiurile cu frunze verde închis sunt indicate pentru regiunile cu nebulozitate mare.

Dealtfel, s-a constatat că frunzele plantelor heliofile au un conținut mai redus de clorofilă, iar intensitatea activității fotosintetice creşte paralel cu intensitatea luminii până la valoarea maximă din zi (75000 -100 000 lucşi).

Frunzele plantelor ombrofile au un conținut mai ridicat de clorofilă, iar intensitatea fotosintetică creşte numai până la 1/3 – ½ din intensitatea maximă a luminii directe, după care se plafonează sau scade brusc.

Acumularea asimilatelor în frunze. Uneori în celulele asimilatoare ale frunzei se acumulează cantități prea mari de substanțe organice asimilate, datorită încetinirii transportului spre alte organe sau consumului redus prin respirație. În acest caz are loc o frânare a fotosintezei îndeosebi la plantele zaharofile, care păstrează în frunze cantități mari de glucide solubile, osmotic active. Acestea determină ca celulele asimilatoare să

devină centre osmotice spre care se îndreaptă sucul vacuolar al celulelor din jur, fără a permite evacuarea substanţelor sintetizate.

La plantele amilifere amidonul acumulat nu măreşte presiunea osmotică, însă în cantităţi prea mari determină o supraîncărcare a cloroplastelor care nu mai funcţionează normal.

5.6. Variaţii diurne şi sezoniere în intensitatea fotosintezei

Interacţiunea complexă a factorilor externi şi interni, care acţionează simultan sau succesiv, determină o desfăşurare neuniformă a proceselor fotosintetice, atât în cursul unei zile, cât şi în toată perioada de vegetaţie a plantelor.

În zilele senine şi liniştite de vară fotosinteza creşte în intensitate începând cu primele ore ale dimineţii datorită creşterii intensităţii luminoase, a ridicării temperaturii şi a deschideii stomatelor prin reacţia fotoactivă. Fotosinteza se intensifică până spre orele 9-10, se menţine la un plafon ridicat în timpul amiezii, după care urmează o scădere treptată spre seară şi încetează în cursul nopţii. Scăderea inetnsităţii fotosintezei după amiază se datoreşte atât diminuării intensităţii luminii, cât şi încărcării cloroplastelor cu substanţe organice sintetizate, îndeosebi amidon.

Acest regim general al fotosintezei prezintă variaţii distincte, funcţie de intervenţia unor factori externi nefavorabili, ca: arşiţa, vânturile uscate, lumina excesivă de intensă la orele de amiază sau nebulozitatea ridicată. Ca o rezultantă a acţiunii acestor factori, intensitatea fotosintezei înregistrează frecvent o depresiune la orele de amiază, când se constata chiar valori negative în acumularea de substanţe organice, respiraţia depăşind fotosinteza reală. Această depresiune se datoreşte creşterii deficitului de apă în frunze, ca urmare a unei transpiraţii puternice, supraîncălzirii ţesuturilor, închiderii stomatelor, frânării pătrunderii CO_2 în frunze.

Depresiunea bruscă a fotosintezei pe o durată de ½ - 1 oră este datorată şi acumulării, în exces – în frunze, a rezervei temporare de substanţe organice sintetizate, când cloroplastele sunt supraîncărcate, mai ales cu amidon, iar activitatea lor fotosintetică scade foarte mult. Această scădere a fotosintezei este mai accentuată în cazul când solul este slab aprovizionat cu apă şi mai ales la plantele fotofile, cu frunze verde-închis, la care procesul de fotosinteză depinde mai mult de temperatură decât de lumină; acestea absorb o cantitate mare de energie luminoasă, care provoacă vătămarea protoplasmei şi a activităţii enzimatice.

Prin realizarea unei umidităţi suficiente în sol şi prin umbrirea frunzelor în orele de la amiază, această depresiune a fotosintezei poate fi atenuată chiar înlăturată.

După ce asimilatele în exces au fost transportate din frunze spre alte organe, procesul de fotosinteză reîncepe destul de intens, realizând după amiază un al doilea maximum (mai redus decât cel de dimineaţă).

Variaţii în intensitatea fotosintezei diurne au loc în zile cu nebulozitate mare, când curba fotosintezei este aproape paralelă cu abscisa, la un nivel foarte scăzut. În aceste condiţii, frunzele plantelor ombrofile acumulează de 4-5 ori mai multe zaharuri decât ale

plantelor heliofile. De remarcat că la plantele ombrofile, fotosinteza are un mers diurn regulat, fără maxime şi minime.

În cursul perioadei de vegetaţie, fotosinteza are un mers variabil funcţie de complexul factorilor naturali care caracterizează diferitele anotimpuri şi de modificarea factorilor interni în cursul perioadei anuale. În primele faze de vegetaţie, când frunzele sunt foarte tinere şi mici, fotosinteza este redusă. Valoarea fotosintezei se intensifică odată cu maturarea frunzelor şi atinge valori maxime spre mijlocul perioadei de vegetaţie.

Trebuie subliniat că în zona temperată există condiţii externe favorabile pentru agricultură între lunile martie şi octombrie, ceea ce permite ca soiurile cu o perioadă de vegetaţie lungă să asigure o producţie mai mare decât la cele cu perioade de vegetaţie scurtă, datorită folosirii energiei luminoase pe un interval mai îndelungat din sezonul anual.

5.7. Coeficientul de utilizare a energiei solare

Din cantitatea totală de energie luminoasă care ajunge pe pământ de la soare este utilizată numai 0,1-0,2% pentru producerea materiei organice din plantele verzi, ceea ce denotă existenţa unui randament energetic extrem de scăzut. Datele unor specialişti arată că, teoretic, s-ar putea ajunge la un coeficient de utilizare a luminii solare până la 8-10% din total, ceea ce presupune un randament sporit de 50-100 ori.

Din totalul energiei ajunsă pe sol, frunzele primesc o mică parte, iar restul cade alături de frunză şi nu este valorificat. Din cantitatea de lumină care ajunge pe suprafaţa frunzelor este folosită în procesul de fotosinteză numai în proporţie de 2-5%, restul energiei fiind neutilizată în modul următor:

- 15% se reflectă de pe suprafaţa frunzei în funcţie de însuşirile cuticulei (netedă, lucioasă, mată) şi se risipeşte în spaţiu;
- 10% trece prin frunze fără a fi absorbită, funcţie de grosimea limbului şi de intensitatea culorii verzi;
- peste 70% se absoarbe din frunze, dar se transformă în energie calorică, fiind consumată în procesul transpiraţiei şi la creşterea temperaturii frunzei, risipindu-se în spaţiul înconjurător sub formă de radiaţii calorice.

Valoarea coeficientului de utilizare a energiei luminoase în fotosinteză prezintă unele variaţii de la o specie la alta, funcţie de particularităţile anatomomorfologice şi fiziologice.

Cantitatea redusă de energie folosită în fotosinteză se datoreşte, în mare parte, procentului ridicat de radiaţii neutilizate de cloroplaste, fie din spectrul vizibil (verzi, galbene) fie din spectrul invizibil (infraroşii, ultaviolete).

Radiaţiile infraroşii (cu lungimi de undă peste 750 nm) sunt absorbite foarte puţin în comparaţie cu radiaţiile din spectrul vizibil (ROGVAIV), deoarece se reflectă în proporţii foarte mari (peste 50%), mai mult în lumină directă şi mai puţin în lumină difuză. Dealtfel, lumina difuză este utilizată într-un procent mai ridicat în fotosinteză decât lumina directă, ceea ce explică un coeficient mare de folosire a luminii la plantele submerse, din apa mărilor şi oceanelor.

Cel mai bine sunt utiliazte radiaţiile monocromatice (ROG şi AIV) din spectrul vizibil.

Neutilizarea energiei solare la un randament ridicat se datoreşte şi unor factori interni sau externi care nu permit folosirea completă a capacității de lucru a cloroplastelor sau determină consumuri neeconomice şi neutile de energie; o mare parte din radiațiile absorbite sunt valorificate ca energie calorică pentru încălzirea țesuturilor sau pentru procesul de vaporizare a apei în transpirație, iar o altă parte din energie este captată de unele substanțe colorate din celula vegetală, dar inactive sub aspect fotosintetic.

Studierea coeficientului de utilizare a energiei solare în procesul de fotosinteză permite să se elucideze posibilitățile concrete de asigurare a hranei populației de către culturile agricole, ştiind că aproape întreaga materie organică existentă în natură este produsul, direct sau indirect, al activității fotosintetice a plantelor verzi.

5.8. Chemosinteza

Capacitatea unor organisme (chemautotrofe) de a realiza sinteza substanțelor organice din substanțe minerale cu ajutorul energiei chimice eliberate în procesele de oxidare a unor substanțe organice ca H_2, H_2S, Fe, NH_3, HNO_3 este un tip de nutriție autotrofă.

Organismele chemosintetizante sunt bacteriile. Dupa substanțele minerale pe care le oxideaza, bacteriile chemoautotrofe pot fi de mai multe tipuri:

- bacteriile sulfuroase;
- bacteriile nitrificatoare;
- hidrogenbacteriile;
- bacteriile feruginoase;
- bacteriile metanogene.

Bacteriile sulfuroase înlatura efectul toxic al hidrogenului sulfurat şi redau sulful în circuitul biologic. Ele se găsesc pe fundul apelor stătătoare şi oxideaza compuşii minerali cu sulf. Sursa lor de energie este constituită din hidrogenul sulfurat (H_2S) pe care îl trasforma în sulf (S), acid sulfuros (H_2SO_3) şi acid sulfuric (H_2SO_4). Sulful astfel obținut este absorbit şi asimilat de plante.

Bacteriile nitrificaroare: carența azotului în nutriția plantelor duce la îngălbenirea frunzelor la încetinirea sau oprirea creşterii acestora. Excesul de azot duce la prelungirea perioadei de vegetație, la formarea abundentă a frunzelor şi la mărirea sensibilității la boli. Azotul poate fi luat de plante din sol, din apă, din atmosferă şi chiar din corpul altor organisme. Bacteriile nitrificatoare trasformă amoniacul (NH_3) în acid azotos (NHO_2) şi pe acesta în acid azotic (NHO_3).

Din aceasta categorie fac parte nitritbacteriile, care trăiesc în natura în prezența altor bacterii saprofite, ce descompun substanțele organice din cadavre punând în libertate NH_3 şi nitratbacteriile (ex: *Nitrobacter*, *Azotobacter*).

Hidrogenbacteriile sunt răspândite în gunoiul de grajd, solurile mlăştinoase, tinoavele şi apele stătătoare. Ele oxidează hidrogenul şi sunt răspândite în aceste medii puțin aerate în care are loc punere în libertata a hidrogenului prin fermentarea celulozei.

Bacteriile feruginoase oxideaza sărurile feroase în compuşi ferici. Sunt răspândite în soluri şi ape care conțin compuşi ai fierului. Fierul este utilizat de plante sub

formă de săruri feroase şi ferice . El este absorbit de plantele terestre prin sistemul radicular, iar de plantele acvatice, submerse prin întreg corpul lor, sub formă de ioni. Carența fierului în corpul plantei determină îngălbenirea frunzelor şi încetinirea creşterii.

Bacteriile metanogene sunt bacterii anaerobe care trăiesc în nămolul mlaştinilor, lacuri şi ape de canal, precum şi în stomacul animalelor erbivore, unde participă la degradarea hranei vegetale. Bacteriile metanogene produc mari cantitati de gaz metan care se ridica la suprafața apei sub forma de bule, în straturile profunde de nămol al apelor statatoare. Ele reduc dioxidul de carbon (CO_2) la metan (CH_4) în condiții anaerobe, în prezența unor catalizatori celulari.

$$4H_2 + CO_2 \rightarrow CH_4 + 2H_2O$$

La toate tipurile de bacterii chemosinteza se desfăşoară în doua etape:

1. Faza de lumina:
   - absorbția luminii de către pigmenții fotosintetizanți;
   - formarea agentului reducător în forma NADPH + H^+;
   - eliberarea oxigenului prin fotoliza apei;
   - formarea ATP-ului ca sistem de transfer al energiei.
2. Faza de întuneric:
   - preluarea dioxidului de carbon de către un acceptor;
   - reducerea dioxidului de carbon;
   - formarea de substanțe organice cu conținut energetic ridicat (fructoză, glucoză);
   - regenerarea acceptorului.

5.9. Heterosinteza

Plantele heterotrofe, reprezentate predominant prin ciuperci, sunt incapabile să asimileze CO_2, pe cale fotosintetică sau chemosintetică. Ele pot sintetiza cantități mici de substanțe organice pornind de la acidul piruvic rezultat din glicoliză, cu formare de acid oxalilacetic.

După modul de nutriție, plantele heterotrofe se apropie de imensa majoritate a bacteriilor şi animalelor dar, spre deosebire de acestea, au capacitate mai mare de a sintetiza substanțe organice pornind de la surse anorganice cu azot şi sulf.

Plantele heterotrofe s-au adaptat să folosească substanțele organice sintetizate de autotrofe sau de alte grupe de heterotrofe. Ele sunt lipsite complet de pigementi clorofilieni.

În funcție de proveniența carbonului organic, plantele heterotrofe se împart în saprofite, simbiotice şi parazite.

5.9.1. Nutriția plantelor saprofite

Plantele saprofite trăiesc pe resturi de plante şi animale, de unde folosesc carbonul. În această grupă intră multe specii de actinomicete, bacterii şi ciuperci, răspândite peste tot. Absorbția substanțelor nutritive se face cu ajutorul pseudopodelor,

solubilizarea acestor substanţe realizându-se cu ajutorul enzimelor specifice din citoplasma celulară.

După natura substanţelor utilizate în nutriţie saprofitele pot fi clasificate în două grupe: saprofite omnivore şi saprofite specializate.

Saprofitele omnivore se hrănesc cu carbonul existent în orice fel de substanţă organică, oricât de complexă ar fi, deoarece conţin enzimele necesare pentru degradare. Reprezentativ pentru acest grup este mucegaiul verde comun *Penicillium glaucum*.

Saprofitele specializate sunt mai pretenţioase în ceea ce priveşte sursa de carbon organic, deoarece nu au întreaga gamă de enzime pentru hidroliza substanţelor complexe, iar unele necesită anumite condiţii de mediu: substrat organic, valori de pH, concentraţia mediului nutritiv, surse de azot organic.

Reprezentativ pentru acest grup este ciuperca *Mycoderma aceti*, care utilizează ca sursă de carbon alcoolul etilic, pe care îl transformă în acid acetic şi, după consumarea lui, utilizează în continuare acidul acetic drept sursă de carbon.

Saprofitele, prin modul lor de nutriţie, exercită asupra substanţelor organice din sol o funcţie de mineralizare, în urma căreia resturile de plante şi de animale sunt aduse într-o formă utilizabilă în nutriţia plantelor superioare autotrofe. Dacă nu ar exista saprofite, în mediu s-ar acumula cantităţi de substanţe organice din ce în ce mai mari, în care s-ar bloca treptat toate substanţele minerale necesare autotrofelor în nutriţia lor.

De asemenea, multe ciuperci saprofite prezintă importanţă prin faptul că sunt comestibile. Drojdiile se cultivă pentru a fi folosite ca furaj sau în industria farmaceutică, la fabricarea berii sau în panificaţie. Din biomasa unor specii de ciuperci din genul *Penicillium* se extrag substanţe antibiotice (penicilina, aureomicina). Alte plante saprofite sunt utilizate în industria alimentară deoarece produc o serie de fermentaţii.

5.9.2. Nutriţia plantelor parazite

Organismele vegetale heterotrofe parazite utilizează în nutriţia lor substanţe organice din fiinţele vii, pe care le îmbolnăvesc şi uneori, chiar le omoară. Dintre aceste plante, cei mai mulţi reprezentanţi aparţin filumului Fungi. Ei sunt agenţii micorizelor animalelor şi ai bolilor criptogamice ale plantelor superioare.

Parazitismul este caracteristic şi unui număr mare de bacterii şi plante superioare. Bolile produse de către bacteriile parazite poartă denumirea de bacterioze.

Ciupercile parazite atacă plantele gazdă cu o virulenţă şi o agresivtate ce depind de capacitatea lor de a secreta enzime şi toxine.

Enzimele produse de aceşti agenţi patogeni se împart în două categorii: exoenzimele şi endoenzimele.

Exoenzimele sunt eliminate din celulele plantelor parazite şi le permit să-şi croiască drum în ţesuturile plantelor gazdă, unde descompun diferitele substanţe organice, pe care le utilizează ca sursă de carbon în nutriţie: celulaza, pectinaza, ligninaza sau descompun substanţele din celulele gazdei: amilaza, maltaza, lipaza, proteaza.

Endoenzimele se găsesc în celulele plantelor parazite şi participă la realizarea reacţiilor caracteristice metabolismului lor celular.

Toxinele elaborate de agenţii fitopatogeni sunt eliberate în afara celulelor lor şi au rolul de aslăbi puterea de rezistenţă a plantelor gazdă.

Dintre reacţiile morfo-anatomo-fiziologice manifestate de plantele gazdă în urma atacului parazitului amintim:

- Nanismul – planta gazdă rămâne pitică.
- Necrozarea țesuturilor atacate – ceea ce reduce suprafața foliară asimilatoare a plantei gazdă şi are ca efect final diminuarea fotosintezei acestor plante;
- apariția de monstruozități florale – de exemplu *virescența* în care organele florale se transformă în sepale de culoare verde sau *petaloidia*, în care staminele se transformă în petale.
- Hipertrofia – organul infectat se măreşte mult, de exemplu carpenul infectat de *Taphrina carpini* se ramifică mult, formând aşa-numitele „mături de vrăjitoare".
- Metabolism modificat: distrugeri ale membranelor şi ale structurii protoplasmei celulare, de către parazit, împotriva pătrunderii lui în celule şi a absorbției de substanțe organice, precum şi împotriva toxinelor produse de acestea, celulele plantei gazdă reacționează prin refacerea distrugerilor produse, iar la toxinele parazitului ele reacționează prin antitoxine. Toate acestea reclamă un surplus de enrgie, pe care planta îl procură prin intensificarea respirației. Ca urmare, creşte temperatura corpului plantelor bolnave în urma infecției. Intensitatea fotosintezei scade, mai ales în urma infectării țesutului asimilator. Paraziții care atacă rădăcinile plantelor reduc absorbția apei şi a sărurilor minerale, iar cei care atacă țesuturile conducătoare împiedică circulația substanțeşor în corpul plantei. Toate acestea duc la micşorarea suprafeței foliare şi la o mai slabă intensitate a procesului de fotosinteză.
- Leziunile produse de agenții fitopatogeni intensifică pierderile de apă de către planta gazdă, şi deci produc un dezechilibru hidric al acestora.
- Paraziții produc pagube agricole importante prin infectarea fructelor şi a semințelor în curs de formare.

Fanerogamele parazite sunt parazite obligate, iar majoritatea speciilor trăiesc în regiunile exotice. În țara noastră există doar câteva specii din genurile *Cuscuta*, *Orobanche* şi *Lathraea*.

Fanerogamele parazite sunt obligate la viața parazitară, neputându-se dezvolta în lipsa plantelor gazdă. La unele (*Orobanche* şi *Lathraea*), nici chiar semințele nu germinează în liipsa substanțelor chimice emise de rădăcinile plantei gazdă.

Toate sunt specializate, parazitând numai una sau un grup restrâns de specii; în acelaşi timp sunt holoparazite, adică se aprovizionează cu substanțe organice, iar într-o mică măsură şi cu substanțe minerale de la planta gazdă. De exemplu, cuscuta nu absoarbe salicina din ramurile de salcie şi nici substanțele aromate din cânepa pe care o parazitează.

Prezența clorofilei la cuscută şi *Orobanche*, arată că ele provin din plante autotrofe.

Cuscuta (torțelul), din familia *Convolvulaceae* este reprezntată prin mai multe specii şi parazitează tulpinile de lucernă, trifoi, viță de vie, cânepă, urzică vie, jaleş şi chiar graminee.

Planta este lipsită de frunze, iar tulpina ei subțire şi de culoare slab verzuie se înfăşoară pe tulpina plantelor suport. Planta adultă este lipsită de rădăcini (care dispar încă din stadiuş de plantulă) şi formează numeroase flori, ce produc un mare număr de semințe cu un înveliş, ce le protejează de acțiunea corozivă a sucurilor gastrice din stomacul ierbivorelor.

La germinarea lor, rădăcinița dispare repede, iar tulpina creşte foarte mult la suprafața solului şi execută mişcări de circumnutație (mişcări de rotire a vârfului) ce îi

uşurează găsirea tulpinii unei plante gazdă, pe care se încolăceşte, formând spire mai strânse şi apoi spire mai laxe; acestea din urmă permit atingerea şi atacarea altor plante gazdă. În cazul în care, în timpul acestor mişcări de circumnutaţie, nu întâlneşte tulpini suport, tulpina de cuscută îşi trece substanţele organice din capătul posterior spre cel anterior, moare la capătul mai bătrân şi creşte la capătul mai tânăr, reuşind să exploreze alte regiuni.

La nivelul spirelor strânse pe tulpina suport, cuscuta trimite în planta gazdă haustori, ce pun în legătură vasele liberiene şi cele lemnoase ale gazdei cu propriile sale vase liberiene şi lemnoase. Prin acești haustori cuscuta se aprovizionează de la gazdă mai ales cu substanţe organice din seva elaborată.

Tulpina cuscutei conţine un mic procent de clorofilă, deci este capabilă să realizeze fotosinteza.

Cuscuta produce pagube mari, mai ales la lucernă şi trifoi.

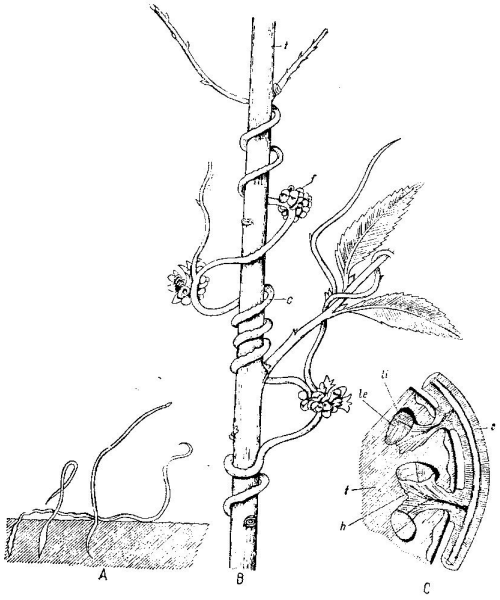


Figura nr. 61 – Cuscuta parazitând tulpinile plantelor:
A – plantule de cuscută; plantula cea mai lungă are rădăcina şi o parte a tulpinii moarte, dar ea continuă să crească prin vârf; B – tulpina cuscutei (c) cu flori (f) încolăcită pe tulpina plantei gazdă (t); C – secţiune transversală prin tulpina plantei gazdă (t) şi longitudinală prin tulpina cuscutei (c); li – liber; le - lemn; h – haustor (d. Noll, 1971)

Figura nr. 62 – *Cuscuta*

Orobanche (lupoaie) face parte din familia *Orobanchaceae* şi este reprezentată prin mai multe specii ce parazitează pe rădăcinile de trifoi, lucernă, floarea-soarelui, cânepă, bob, mazăre şi alte plante ierbacee.

Planta are partea supraterană formată dintr-o tulpină gălbui-roşcată, cu frunze rudimentare, ce conţin foarte puţină clorofilă. Tulpina poartă numeroase flori, ce produc un număr mare de seminţe. La germinarea seminţelor, care are loc numai în apropierea rădăcinilor unor plante gazdă, se produce o formaţiune cilindrică, alcătuită din tulpina şi rădăcina principală, ce se aplică pe rădăcina plantei gazdă. Din umflătura formată pornesc rădăcini adventive, care se aplică pe alte rădăcini ale plantei gazdă şi prin care lupoaia trimite haustori, prin intermediul cărora preia de la aceasta substanţele organice, apa şi sărurile minerale.

Orobanche produce mari pagube culturilor. Combaterea se realizează prin distrugerea ei imediat ce apare în culturi, pentru a împiedica fructificarea şi răspândirea seminţelor sale.

Lathraea squamaria face parte din familia *Scrophulariaceae* şi este cunoscută popular sub denumirea de „muma pădurii”. Ea parazitează rădăcinile unor foioase: stejar, fag, plop, alun, arin, etc.

Partea supraterană a plantei apare primăvara devereme şi este reprezentată de o tulpină cu frunze reduse, violacee şi flori numeroase, ce produc un număr mare de seminţe. Partea subterană este un rizom mare, cu solzi albi şi groşi, în care se acumulează substanţe de rezervă.

De la baza rizomului pornesc rădăcini adventive care formează, în dreptul rădăcinii plantei parazitate, nişte umflături, din care pornesc haustorii.

Prin haustori muma pădurii absoarbe substanţele organice, apa şi sărurile minerale necesare de la planta gazdă.

Semințele de *Lathraea* germinează numai în apropierea rădăcinilor arborilor gazdă, sub acțiunea unor substanțe emise de aceştia.

Figura nr. 63 – *Orobanche minor* parazitând pe rădăcini de *Vicia faba* (d. Boldor şi colab., 1981)

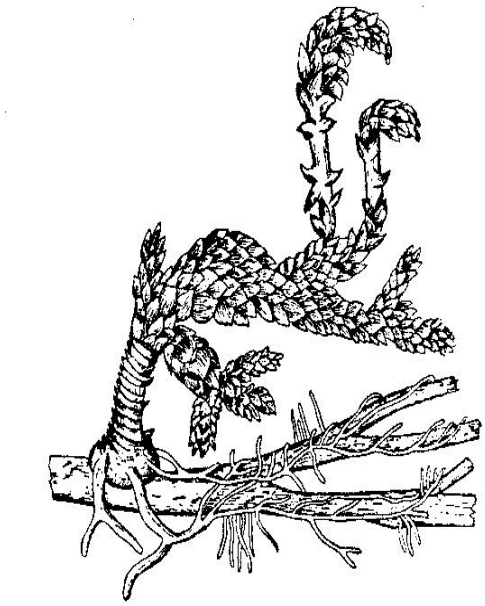


Figura nr. 64 – *Lathraea squamaria* parazitând pe rădăcina unei plante lemnoase (d. Boldor şi colab., 1981)

Figura nr. 65 - *Orobanche minor*

Figura nr. 66 - *Lathraea squamaria*

În regiunile tropicale trăiesc numeroase spermatofite parazite: *Pilostyles*, *Apodanthes*, *Rafflesia*, care au corpul redus la cordoane albe, asemănătoare hifelor de ciuperci, cordoane ce se strecoară printre țesuturile plantelor atacate. Aceste tulpini nu se pot evidenția decât la nivelul unor secțiuni prin tulpina plantei gazdă. Pe tulpina plantei gazdă apar numeroase flori, cu totul diferite de cele proprii, flori ce aparţin parazitului.

Figura nr. 67 – *Pilostyles thurberi*

Figura nr. 68 – *Apodanthes* sp

Rafflesia armoldii parazitează pe rădăcinile şi tulpinile de *Cissus* din Sumatra. Ea prezintă o floare enormă, de 1 m în diametru, de culoare roşie-portocalie (este cea mai mare floare cunoscută), cu un miros caracteristic, de carne stricată, care atrage unele insecte polenizatoare din grupa muştelor şi care este diametral opus cu aspectul său deosebit.

Figura nr. 69 – *Rafflesia arnoldii*

Figura nr. 70 – Mugure de *Rafflesia arnoldii* (cu o zi înainte de a se deschide)

La fanerogamele parazite au apărut unele modificări morfologice:

- organele de asimilație (frunzele) lipsesc complet la *Cuscuta* sau sunt reduse la *Orobanche* şi *Lathraea;*
- culoarea tulpinii şi a frunzelor nu este verde, ci galbenă (excepție face nuanța verzuie la *Cuscuta*, la *Orobanche*;
- rădăcinile lipsesc (*Cuscuta*) sau sunt reduse;
- lipsind frunzele sau acestea fiind reduse, plantele parazite transpiră slab şi din această cauză vasele lor de lemn sunt slab dezvoltate;
- apar haustorii – organe de fixare şi sugere;
- organele de înmulțire – florile şi semințele sunt numeroase; pentru a asigura perpetuarea speciei.

5.9.3. Nutriția plantelor mixotrofe

Plantele mixotrofe se caracterizează printr-o nutriție mixtă. Acestea îşi procură carbonul necesar pentru sinteza substanțelor organice proprii atât pe cale autotrofă, prin fotosinteză, cât şi pe cale heterotrofă, recurgând la diferite substanțe organice şi anorganice pe care le iau de la alte organisme. Din grupa plantelor mixotrofe fac parte plantele semiparazite şi cele carnivore.

a) Nutriția plantelor semiparazite

Plantele semiparzite au frunzele verzzi, deci posedă pigmenți clorofilieni, dar prezintă şi hautori, pe care îi introduc în țesutul lemnos din corpul altor plante.

În țara noastră se întâlnesc reprezentanți ai genurilor *Rhinanthus*, *Melampyrum*, *Pedicularis*, *Viscum*, *Loranthus*, *Euphrasia*.

O specie semiparazită întâlnită în păşunile şi fânețele din zonele de deal şi de munte este *Rhinanthus crista – galii*, ale cărei frunze şi tulpini nu diferă de acelea ale fanerogamelor autotrofe. Rădăcinile sale sunt lungi şi subțiri, lipsite de peri absorbanți. O

singură plantă semiparazită emite haustori în rădăcinile mai multor plante, adeseori aparținând la specii diferite (graminee, leguminoase, etc.).

Figura nr. 71 - *Rhinanthus crista – galii* (d. Péterfi şi Sălăgeanu, 1972)

Vâscul (*Viscum*) parazitează pe ramurile de plop, stejar, măr, păr, păducel, molid ş.a., unde sunt aduse semințele de către păsări, germinarea având loc numai la lumină. De la baza tulpinii sale pornesc prelungiri sub scoarța plantei-gazdă şi apoi de aici haustori, care se pun în legătură cu vasele de lemn şi mai rar cu cele de liber din tulpina plantei gazdă. Tulpina sa are frunze verzi persistente.

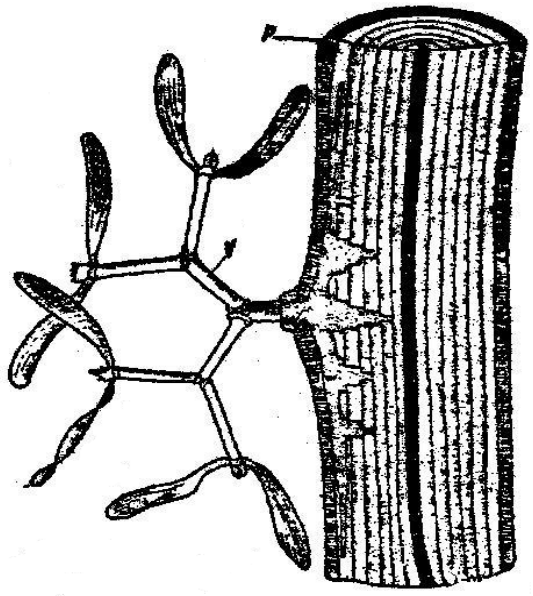


Figura nr. 72 – Secțiune longitudinală printr-o ramură de plop (p) atacată de vâsc (v) (d. Péterfi şi Sălăgeanu, 1972)

Figura nr. 73 – *Viscum album*

Vâscul parazitează pe ramurile de plop, stejar, măr, păr, păducel, molid ş.a. unde sunt aduse semințele de către păsări, germinrea având loc numai la lumină.

De la baza tulpinii sale pornesc prelungiri sub scoarța plantei-gazdă, de aici haustori, care se pun în legătură cu vasele de lemn şi, mai rar, cu cele de liber din tulpina plantei gazdă.

Tulpina sa, ramificată dichotomic, are numeroase frunze verzi persistente.

b) Nutriția plantelor carnivore

Plantele carnivore fac parte din familiile *Droseraceae*, *Lentibulaceae*, *Nepenthaceae* ş.a.

Plantele carnivore au organe verzi, care îndeplinesc fotosinteza. Totodată, prind animale mici, pe care le digeră, absorbind apoi diferitele substanțe organice solubilizate prin digestie.

Frunzele acestor plante sunt transformate, la unele specii complet, iar la altele parțial, în organe care permit ademenirea, capturarea şi reținerea acestor animale mici.

Plantele carnivore se împart în trei categorii după adaptările dobândite pe linie evolutivă:

- plante carnivore care prind animalele cu ajutorul suprafeței lipicioase a frunzelor lor (*Drosera*, *Pinguicula*);
- plante carnivore înzestrate cu urne (*Nepenthes*, *Utricularia*);
- plante carnivore care prezintă capcane, plante ce execută mişcări rapide în timpul capturării prăzii (*Dionaea, Aldrovanda*).

Drosera rotundifolia (roua cerului) creşte la noi în turbăriile din regiuni montane. Planta are rădăcini destul de slab dezvoltate şi o rozetă de frunze bazale, din mijlocul căreia porneşte o tulpină floriferă. Pe faţa superioară a frunzelor se găsesc tentacule marginale lungi şi tentacule centrale mai scurte şi dispuse pe restul suprafeţei limbului. Tentaculele secretă o substanţă lipicioasă, ce străluceşte la soare şi atrage astfel insectele.

Când o insectă, atrasă de secreţia lipicioasă a tentaculelor, se atinge de un singur tentacul, nu se mai poate desprinde de acesta, din cauza substanţei lipicioase. Capătul tentaculelor este sensibil la excitaţie şi, datorită acestei însuşiri, tentaculul atins de insectă transmite excitaţia, prin piciorul său, la tentaculele vecine.

Figura nr. 74 – *Drosera rotundifolia*

Aceasta se curbează spre locul în care se găseşte insecta, iar limbul frunzei execută o mişcare, prin care faţa lui superioară devine concavă, favorizând ataşarea unui număr mai mare de tentacule pe insectă. În cele din urmă insecta nu se mai poate mişca şi asfixiată de substanţele lipicioase emise de plantă, substanţe ce îi astupă stigmele. Ea este apoi digerată de enzimele proteolitice emise de plantă, până la aminoacizi, care sunt absorbiţi atât la nivelul tentaculelor, cât şi la nivelul unor peri epidermici mai mici. Apoi frunzele îşi reiau poziţia normală, tentaculele revin la poziţia iniţială, iar părţile nedigerabile (resturile chitinoase) ale insectei cad de pe frunze, fiind îndepărtate de vânt şi ploi, iar frunza poate să-şi reia activitatea, prinzând alte insecte.

Pinguicula vulgaris (foaie grasă) creşte în locuri umede de munte. Pe suprafaţa limbului foliar se găsesc două tipuri de peri: peri glandulari pedicelaţi, ce produc o substanţă lipicioasă, pentru prinderea insectelor şi peri sesili, alcătuiţi din celule secretoare ce produc un suc digestiv, cu acizi organici şi enzime proteolitice.

Figura nr. 75 – *Pinguicula vulgaris*

Insectele ajunse pe substanța lipicioasă secretată de perii glandulari, iar secreția acestei substanțe devine mai abundentă, pe măsură ce ele ating un număr mai mare de peri, în încercările lor de a se elibera. Excitația produsă de către insecte este transmisă la marginile limbului foliar, care se îndoaie în sus şi acoperă insectele.

Digestia durează 1-3 zile, iar substanțele rezultate sunt absorbite de către perii sesili şi de către marginile limbului frunzei.

Reprezentanții genului *Nepenthes* cresc în pădurile din insulele Oceanului Indian, Sumatra, Madagascar, etc.

Au frunzele cu partea bazală lățită, cu rol asimilator, care se continuă cu o porțiune lungă, filiformă, cu funcție de cârcel, rpinzându-se de ramurile arborilor din jur, iar capătul acestei porțiuni se continuă cu o urnă, la gura căreia se găseşte un căpăcel, ce seamănă cu un limb foliar. Acest căpăcel se deschide numai după maturarea urnei, rămânând ulterior în permanență în poziție deschisă. Urnele sunt foarte frumos colorate, iar pe fața internă a căpăcelului şi pe marginea interioară a gulerului au numeroşi peri lucioşi, orientați în jos, sub care se găsesc glande nectarifere, ale căror produse de secreție sunt dulci.

Insectele atrase de culorile vii ale urnelor şi de sucul secretat de glandele nectarifere se apleacă pe marginea netedă a deschiderii urnelor, pentru a ajunge la nectar şi alunecă înăutru. Ele nu mai pot ieşi din urnă deoarece alunecă de pe suprafața netedă, situată sub deschiderea urnei şi cad din nou la fundul acesteia.

În urma încercărilor de a scăpa din capcană, insectele cadepuizate la fundul urnei, unde se îneacă în lichidul existent aici. Acest lichid provine în urma secreției glandelor digestive şi, în parte, din apa de ploaie care pătrunde în urnă în timpul precipitațiilor. Capacul urnei nu are nici un rol în prinderea prăzii. El nu închide urna în urma capturării insectelor, ci are rolul de a împiedica, întrucâtva,evaporarea lichidului din urnă şi pătrundrea apei de ploaie în interiorul ei. Insectele sunt digerate de sucurile digestive produse de glandele digestive.

Figura nr. 82 – *Nepenthes*

Genul *Utricularia* creşte în ţara noastră în lacurile de la şes, având întregul corp în apă, cu excepţia florilor, care se ridică deasupra oglinzii apei.

Frunzele sunt fin ramificate şi poartă, fixate pe câte un pedicel, numeroase urne numite utricule, care sunt ovale şi reprezintă capacnele pentru prinderea animalelor mici acvatice.

Urnele au 1-2 mm. Pereţii lor sunt formaţi din două straturi de celule şi sunt fixate de plantă printr-un peduncul. În partea opusă pedunculului, urna prezintă o mică deschidere, astupată de un căpăcel ce se deschide spre interior. În jurul acestei deschideri se află câţiva peri senzitivi lungi, în parte ramificaţi.

Figura nr. 76 – *Utricularia vulgaris*

Animalele acvatice mici, care acută adăpost între frunzele de *Utricularia*, ating perii senzitivi de pe marginea acestora. Într-o fracțiune de secundă urna execută o mişcare de dilatare, ce produce sugerea apei şi a animalului respectiv în urnă, prin îndepărtarea căpăcelului. Apoi căpăcelul se închide şi animalul moare asfixiat, după consumarea oxigenului existent sub formă solvită în apa din urnă. Prada este digerată de enzimele produse de glandele secretoare. Produşii de digestie se absorb de către celulele stratului intern al peretelui urnei. La un interval de 15-20 minute urna devine capabilă să reia capturarea prăzii (până ce se umple cu animalele pradă).

Sucurile secretate de glandele digestive ale tuturor plantelor carnivore conțin enzime, precum proteaze, esteraze şi fosfataze acide. Nici o plantă carnivoră nu dispune de enzime capabile să descompună chitina.

Dionaea muscipula se întâlneşte în mlaştinile din pădurile Americii de Nord şi Sud. Frunzele formează o rozetă bazală. Fiecare frunză are peţiolul lăţit, cu rol asimilator, ce se continuă cu o porţiune scurtă, filiformă şi apoi cu limbul împărţit, prin nervura mediană, în două jumătaţă egale, prevăzute cu numeroşi ţepi lungi pe margine.

Cele două jumătăți ale limbului sunt aşezate una faţă de cealaltă sub un unghi de 60-90º şi au câte trei perechi de peri senzitivi, ce pornesc de lângă nervura mediană şi sunt orientați spre marginile limbului. Când o insectă ajunsă pe frunză atinge doi din perii senzitivi, excitația produsă este transmisă la limb. Cele două jumătăți ale limbului se îndoaie foarte repede în sus (0,01-0,02 secunde) de-a lungul nervurii mediane, iar ţepii de pe marginile uneia dintre jumătăţile limbului pătrund în intervalele dintre ţepii celeilalte jumătăți, prinzând insecta în capcană. În urma acestei mişcări, ce se produce printr-o scădere bruscă a fenomenului de turgescență a celulelor situate pe partea superioară a limbului, în imediata vecinătate a nervurii mediane, între cele două jumătăți ale limbului rămâne un spațiu destul de mare.

Insecta, prinsă şi ucisă, începe să fie digerată cu ajutorul enzimelor proteolitice din compoziția sucurilor produse de numeroase glande digestive, ce se găsesc pe suprafața limbului şi substanţele rezultate în urma digestiei determină o excitație, care duce la continuarea mişcării de închidere a capcanei.

Figura nr. 77 – *Dionaea muscipula*

Această mişcare se produce mai încet decât prima, dar se continuă până când cele două jumătăți ale limbului se ating complet, strângând complet prada. În funcție de

mărimea prăzii, frunza se deschide după 8-20 zile, eliminând resturile nedigerate, ce sunt luate de vânt. Deşi nu moare în toate cazurile, frunza nu mai prinde alte insecte, funcționând ca un organ de capturare a prăzii doar o singură dată în viața ei.

Aldrovanda vesiculosa este o plantă acvatică submersă, cu frunzele mici, aşezate în verticile. În țara noastră trăieşte în bălțile din Delta Dunării şi în Lacul Snagov. Aceasta prinde animalele mici acvatice şi le digeră într-un nod asemănător cu *Dionaea*.

Figura nr. 78 – *Aldrovanda vesiculosa*

Drosophyllum lusitanicum creşte pe tărmurile uscate din Spania, Portugalia, Maroc. Este cultivată de localnici în ghivece, în vederea combaterii muştelor din locuințe.

Figura nr. 79 - *Drosophyllum* sp

Sarracenia laciniata creşte în regiunile mlăştinoase ale Americii de Nord, formând urne înalte de 60-70 cm.

Figura nr. 80 – *Sarracenia* sp

La unele genuri *Nepenthes* şi *Drosera* enzimele sunt prezente în permanenţă în lichidele secretate, în timp ce la reprezentanţii altor genuri (*Pinguicula*, *Dionaea*) glandele digestive încep să producă secreţia lor doar în momentul capturării prăzii, procesul fiind indus de prezenţa unor substanţe azotate, îndeosebi a acidului uric, care se găseşte în cantităţi mari în excrementele insectelor.

Glandele secretoare de enzime digestive realizează în acelaşi timp şi absorbţia produşilor de digestie, iar în cazul speciilor adaptate la mediul acvatic intervin şi în absorbţia apei din capcane, după capturarea prăzii.

Glandele secretoare de enzime digestive realizează în acelaşi timp şi absorbţia produşilor de digestie, iar în cazul speciilor adaptate la mediul acvatic intervin şi în absorbţia apei din capcane, după capturarea prăzii.

Plantele carnivore pot creşte şi în lipsa nutriţiei cu animale, caz în care produc totuşi flori şi seminţe cu putere de germinaţie normală, dar mai puţine ca număr, iar talia lor este mai mică.

Speciile de *Drosera* şi *Pinguicula* asimilează CO_2 la fel de intens ca şi plantele fotoautitrofe ce trăiesc în aceleaşi medii. De asemenea, substanţele azotoase, preluate de plantele carnivore din prada capturată, le intensifică fotosinteza.

Deci, sensul nutriţiei carnivore constă în aprovizionarea acestor plante cu substanţe minerale nutritive (în special azotate şi fosforilate).

Majoritatea plantelor carnivore trăiesc în natură în staţiuni sărace în substanţe minerale. *Drosera*, de exemplu, trăieşte în locuri umede, mlăştinoase, în care substratul conţine cantităţi mari de acizi humici. Aceştia inhibă puternic dezvoltarea bacteriilor nitrificatoare şi a celorlalte bacterii care participă la circuitul azotului. Aceste substraturi conţin şi cantităţi insuficinete în compuşi cu fosfor şi potasiu, ceea ce îngreunează foarte mult nutriţia minerală a plantelor din aceste staţiuni.

Sistemul radicular al multor plante carnivore este slab sau chiar foarte slab dezvoltat, iar la genurile *Utricularia* şi *Aldrovanda*, rădăcinile lipsesc complet.

Nici una dintre plantele carnivore terestre nu posedă micorize, care să le permită aprovizionarea, în condiţii mai bune, cu săruri minerale.

S-a demonstrat, experimental, că plantele carnivore pot fi crescute, ţinându-le cu rădăcinile în apă distilată, în cazul în care li se administrează ca hrană suplimentară

insecte, precum şi în lipsa hranei animale, dovedindu-se, astfel, că se pot dezvolta normal, în cazul în care sunt crescute pe soluţii minerale complete.

5.9.4. Nutriţia plantelor simbionte

În natură există asociaţii trofice mai mult sau mai puţin intime dar durabile, între diferite organisme vegetale, dintre care unul este în mod obligatoriu autotrof, iar celălalt heterotrof. Acest tip de asociaţii este denumit simbioză, iar indivizii care o alcătuiesc se numesc simbionţi.

Cei doi simbionţi trăiesc în deplină armonie, aducându-şi avantaje reciproce.

Tipuri de simbioză existente în natură:

- simbioza între plantele leguminoase şi microroganismele fixatoare de azot;
- simbioza la licheni;
- micorizele.

1. Simbioza între plantele leguminoase şi microorganismele fixatoare de azot rezultă în urma infestării rădăcinilor plantelor leguminoase cu bacterii din genul *Rhizobium* care, în urma multiplicării lor în interiorul celuleor rădăcinii, declanşează formarea nodozităţilor pe rădăcinile plantei gazdă.

În afară de speciile simbionte ale genului *Rhizobium*, fixarea N_2 se mai realizează şi de către alte microroganisme (ciuperci, bacterii).

Cele mai multe specii de *Rhizobium* infectează în mod specific gazdele leguminoase. Nodularea (formarea de nodozitaţi) implică recunoaşterea mutuală, cel mai adesea foarte precisă, între bacterii şi planta-gazdă.

Ataşarea bacteriilor pe rădăcinile plantei-gazdă are loc la nivelul perilor absorbanţi radiculari sau a unor leziuni ce apar la nivelul emergenţei rădăcinilor laterale.

În perii radiculari bacteriile sunt închise ca într-un tub – filamentul sau cordonul infecţios – înconjurat de un material pectic şi celulozic de dezvoltat în continuare peretelui celular, cordon ce înaintează, se ramifică, străbate numeroase celule, determină stimularea diviziunii celulare în regiunea cortexului radicular şi formarea de nodozităţi, ca un proces controlat şi ca o structură diferenţială.

Nodulul apare ca un organ vegetal superior dezvoltat, organ ce funcţionează ca un sistem aerob fixator de N_2, în care bacteriile normale evoluează spre stadiu de bacteroizi – forme fixatoare de N_2.

Bacteroizii sunt localizaţi în „pachete” individuale de 3-4 celule înconjurate de un perete de origine vegetală şi de un citosol bogat în proteine şi în leghemoglobină (pigment roşu, similar mioglobinei, capabil să lege reversibil, dar cu mare afinitate, O_2).

În celulele (adesea tetraploide) ale parenchimului cortical deci, bacteriile găsesc un mediu bogat în glucide, ce le favorizează nutriţia. Ele fixează azotul molecular pe care îl încorporează în celulele lor. Plantele leguminoase se apără contra invaziei bacteriene lizând o parte din aceste bacterii şi folosesc azotul organic sintetizat de ele în urma asimilării azotului molecular. Prin urmare, plantele leguminoase aprovizionează bacteriile cu substanţe organice, substanţe minerale şi apa de care au nevoie, iar bacteriile pun la dispoziţia leguminoaselor azotul ce le este necesar.

În această simbioză bactria se comportă ca un parazit. Această rezultă din reacţia leguminoaselor care, în perioada cuprinsă între momentul infectării lor şi cel al formării

nodozităţilor, îşi opresc creşterea. De aceea simbioza este considerată drept un caz particular de parazitism.

Datorită azotului acumulat în rădăcinile şi în celulele bacteriilor după recoltarea leguminoaselor, solul rămâne bogat în azot şi de aceea, culturile ce urmează după leguminoase, pe parcela respectivă, necesită cantităţi mai mici de îngrăşăminte cu azot.

S-a calculat că la un hectar cultivat cu leguminoase se acumulează 100-400 kg azot, din care 30% rămân în resturile vegetale din sol, iar 70% este folosit de simbionţi (plantă şi bacterie).

În natură există şi plante neleguminoase capabile să fixeze simbiotic azotul molecular. Numărul acestora este de aproximativ 190 specii.

2. *Simbioza lichenică*

Lichenii alcătuiesc un grup taxonomic aparte, format din circa 10 000 specii. Talul lor este alcătuit din alge şi ciuperci, aflate în relaţii de simbioză. Ciupercile din talul lichenilor aparţin în majoritatea lor clasei *Ascomycetes*, iar algele sunt unicelulare, verzi sau albastre.

Lichenii reprezintă o individualitate atât din punct de vedere morfo-anatomic, cât şi fiziologic.

În această simbioză atât alga, cât şi ciuperc cresc mai bine decât în cazul când cei doi parteneri sunt crescuţi separat.

Alga din asociaţia simbiotică aprovizionează ciuperca cu produşii rezultaţi în procesul de fotosinteză. Pe lângă glucide, în aczul în care partenerul autotrof este reprezntat prin alge albastre-verzi, ciuperca preia şi compuşii cu azot şi, la rândul ei ciuperca furnizează algei apa şi sărurile minerale de care are nevoie, preluându-le din substrat sau direct din precipitaţii sau din vaporii de apă existenţi în atmosferă. Totodată, ciuperca protejează alga împotriva uscăciunii, permiţându-i să trăiască în condiţii care îi sunt inaccesibile în stare liberă, în absenţa acestei simbioze.

Lichenii reprezintă deci, organisme bine individualizate, în cadrul cărora cei doi simbionţi trăiesc într-o uniune durabilă, caracterizată prin relaţii extrem de complexe, a căror natură nu este încă pe deplin elucidată.

3. *Micoriza* reprezintă simbioza între rădăcinile diferitelor plante superioare şi hifele miceliene.

Speciile de plante superioare cu micorize sunt foarte numeroase (aprox. 50% din numărul total).

Hifele ciupercilor care intervin în această simbioză se identifică greu, deoarece ele se înmulţesc aproape exclusiv pe cale vegetativă. Speciile de ciuperci implicate în micorize aparţin mai ales genurilor *Rizoctonia* şi *Boletus*.

Pe baza raporturilor ce se stabilesc între ciupercile micoritice şi rădăcinile plantelor gazde, micorizele au fost clasificate în trei grupe:

- **Micorize ectotrofe** – formează în jurul rădăcinilor plantei gazdă un manşon; care poate prezenta spre exterior hife libere, ce se strecoară printre particulele solului. În scoarţa rădăcinii gazdă hifele simbiotice pătrund numai în spaţiile intercelulare de la câteva straturi de celule ale rădăcinii, formând reţeaua intercelulară Hartig. Este caracteristică arborilor de pădure din familiile Betulaceae, Fagaceae, Salicaceae, Pinaceae, Tiliaceae, la cre hifele ciupercii învelesc ca o pâslă deasă vârful rădăcinilor.

- Micorize endotrofe – se întâlnesc la unii arbori de pădure şi la pomi fructiferi, cât şi la plante ierbacee (cereale, leguminoase, cartof). Familiile la care se formează micorize endotrofe sunt: Ericaceae, liliaceae, Aroideae, Orhideae. În cazul acestui tip de micoriză ciuperca pătrunde şi se instalează la interiorul celulelor rădăcinii.
- Micorize ecto-endotrofe – se caracterizează prin faptul că ciupecile simbionte formează în jurul rădăcinilor un manşon şi trimit hife în interiorulceluleor rădăcinii. Se întâlnesc la specii de *Betula*, *Populus* etc.

  Rolul micorizelor:
  - ciuperca aprovizionează planta superioară cu săruri minerale;
  - simbiontul aprovizionează ciuperca micoritică cu substanţele organice necesare;
  - hifele de ciupercă reprezintă un mijloc important de care dispun plantele superioare pentru procurarea apei şi a sărurilor minerale;
  - ciupercile micoritice pot absorbi din sol şi azotul aflat sub formă organică, astfel încât simbiontul superior este bine aprovizionat cu azot (plantele din terenurile mlăştinoase).

5.10. Nutriția cu azot a plantelor

Azotul este unul dintre cele mai importante elemente ale nutriției minerale a plantelor. Conținutul de azot din organisme variază între 1-60%. Azotul este un element plastic, el participând la alcătuirea moleculelor de nucleoproteine şi protide protoplasmatice şi în formarea lipoproteidelor din citomembrane.

Azotul intră în compoziția clorofilelor, în alcaloizi, vitamine (B_1, B_6, acid nicotinic), hormoni vegetali. Este un element constitutiv al apoenzimelor, coenzimelor (NAD^+, FAD, ATP). Întrând în alcătuirea proteinelor, azotul intervine în cele mai numeroase procese ale metabolismului plantelor.

5.10.1. Sursele de azot pentru plante

Azotul, în sol se găseşte sub trei forme principale: azot organic, nitric şi amoniacal. Formele de azot imediat accesibile plantelor sunt reprezentate de compuşii anorganici simpli. Conținutul lor nu depăşeşte 1-2% din azotul total. Aceşti compuşi sunt solubili şi reprezentați de NH_4^+, NO_3^-, NO_2^-, N_2O şi NO. Pentru nutriția plantelor NH_4^+ şi NO_3^- sunt cei mai importanți.

Azotul se găseşte în sol mai ales sub formă de combinații organice, care reprezintă aproximativ 98-99% din azotul total. Prin mineralizarea azotului organic se formează combinații anorganice, ultimul stadiu al acestor transformări fiind azotul nitric. Anual, 1-2% din rezervele de azot organic ale solului trec în acest mod în stare disponibilă pentru plante.

Specii de bacterii, ciuperci şi alge fixează şi reduc azotul molecular atmosferic, transformându-l în combinații azotoase, care ulterior pot fi preluate de plantele superioare.

Grupe de microorganisme fixatoare de azot molecular:

- speciile de *Azotobacter chroococcum*, *A. beijerincki*, *A. agile*, *A. indicum*, *Azotomonas insolita* , trăiesc libere în sol şi fixează azotul molecular în condiţii aerobe, prin procese enzimatice proprii;
- speciile de *Clostridium pasteurianum*, *C. butyricum*, *Methanobacterium* fixează azotul molecular în condiţii anaerobe;
- mucegaiurile *Mucor*, *Penicillium*, *Aspergillus*, algele albastre-verzi (*Nostoc*, *Anabena*) prezintă facultatea de fixare a azotului molecular atmosferic;
- bacteriile şi ciupercile simbiotice au capacitatea de a utiliza azotul molecular în metabolismul lor (bacteriile din rădăcinile leguminoaselor *Rhizobium*, ciupercile din genul *Actinomyces* din rădăcinile copacilor).

5.10.2. Nutriţia plantelor cu azot nitric şi azot amoniacal

Carenţa azotului în mediul nutritiv duce la:
- încetinirea procesului de formare a substanţelor protidice;
- oprirea creşterii ţesuturilor şi frunzelor.

Plantele au culoare verde deschis, frunzele de la bază sunt mortificate, culoarea lor mergând de la galben până la brun-deschis, tulpina este scurtă şi subţire. Cerealele înfrăţesc puţin. Rădăcinile sunt foarte lungi în raport cu lungimea lăstarilor. Insuficienţa azotului se remarcă deseori pe solurile podzolice şi pe cele nisipoase. Dintre plantele indicatoare ale insuficienţei solului în azot menţionăm: *Draba verna*, *Holosteum umbellatum*, *Cerastium arvense*.

Excesul de azot favorizează un raport mărit între paie şi boabe la cereale, micşorează rezistenţa şa păstrarea a fructelor şi legumelor; el se înregistrează în cazuri foarte rare. Ca plante indicatoare de soluri bogate în azot nitric citäm: *Atriplex tatarica*, *Atropa belladona*, *Chenopodium album*, *Datura stramonium*, *Urtica dioica* etc.

Plantele necesită azotul în cantităţi diferite. La cereale, necesarul de azot variază de la o specie la alta. Grâul consumă de două ori mai mult azot decât fosfor. Ovăzul foloseşte cantităţi mai mari de azot decât grâul. Porumbul are nevoie, de asemenea, de cantităţi mari de azot.

În solurile slab acide (pH=5-6) sursa de azot o reprezintă azotul nitric, iar în solurile neutre plantele utilizează mai bine azotul amoniacal.

Unele plante (cartoful, orezul, inul) preferă pentru cea mai mare parte a perioadei de vegetaţie nutriţia cu azot nitric.

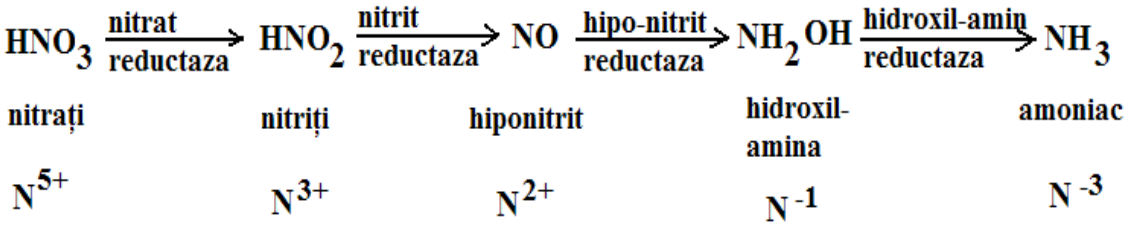
Absorbţia de azot amoniacal sau nitric depinde de faza de vegatţie în care se află plantele. De exemplu, tutunul în faza de plantulă absoarbe mai mult ionul NH_4^+, iar în faza de înflorire ionul NO_3^-. În prezenţa carbonaţilor, absorbţia amoniului este mai intensă.

Azotul participă la procesele metabolice sub formă redusă, deci este necesară reducerea prealabilă a surselor oxidate de azot. Astfel, azotul amoniacal este absorbit mai repede decât nitriţii, iar aceştia sunt absorbiţi mai repede decât nitraţii.

Plantele verzi au capacitatea de a sintetiza materie organică azotată şi deci şi amonoacizii ce stau la baza acestei materii, din formele minerale ale azotului (din amoniac şi din nitraţi).

Pentru sinteza aminoacizilor plantele au nevoie în afară de azot şi de carbon. Sursa de carbon pentru plante o reprezintă CO_2. Sinteza aminoacizilor se efectuează pe

baza asimilării nitraţilor sau a amoniacului din sol. Procesul se desfăşoară cu formarea unui şir de produşi intermediari, se soldează cu reducerea nitraţilor până la amoniac.



Amoniacul rezultat din reducerea nitrţilor, sau cel rezultat din hidroxizi sau săruri de amoniu, este utilizat în sinteza aminoacizilor şi apoi a protidelor.

Fiecare etapă a reducerii nitraţilor până la amoniac este însoţită de schimbarea valenţei atomului de azot şi este catalizată de enzime, care sunt activate de: molibden (nitratreductaza), cupru (nitritreductaza şi hiponitritreductaza), mangan şi magneziu (hidroxilaminreductaza).

Aminoacizii se formează într-o serie de reacţii care se produc între substanţele rezultate în urma reducerii azotului nitric (hidroxilamina şi amoniacul) şi produsele de metabolism ale glucidelor (acidul carbonic, aldehida acetică, diferiţi acizi, oxiacizi, acizi alfa-cetonici ca acidul succinic, fumaric, malic, piruvic, etc.). Deci, la plante, glucidele îndeplinesc nu numai un rol energetic ci şi un rol plastic.

Sursa de carbon pentru plantele lipsite de clorofilă, pentru sinteza aminoacizilor, o reprezintă carbonul din substanţele organice preluate din mediu, de obicei hidraţi de carbon.

5.10.3. Circuitul azotului

1) Azotul din compuşii organici este mineralizat prin amonificare până la amoniac sub acţiunea microrganismelor proteolitice. Acest proces se desfăşoară deosebit de intens în condiţii aerobe.

2) Amoniacul este oxidat până la nitraţi, prin activitatea microorganismelor nitrificatoare. Condiţiile indispensabile pentru buna desfăşurare a reacţiei sunt: reacţia neutră a solului şi o bună aerisire. În solurile slab aerisite, cu apă stagnantă sau acide, mineralizarea azotului se opreşte la faza de amoniac. În astfel de condiţii staţionale se dezvoltă plante de cultură sau plante spontane care utilizează ca sursă de azot amoniacul (hrişca, ovăzul, cartoful).

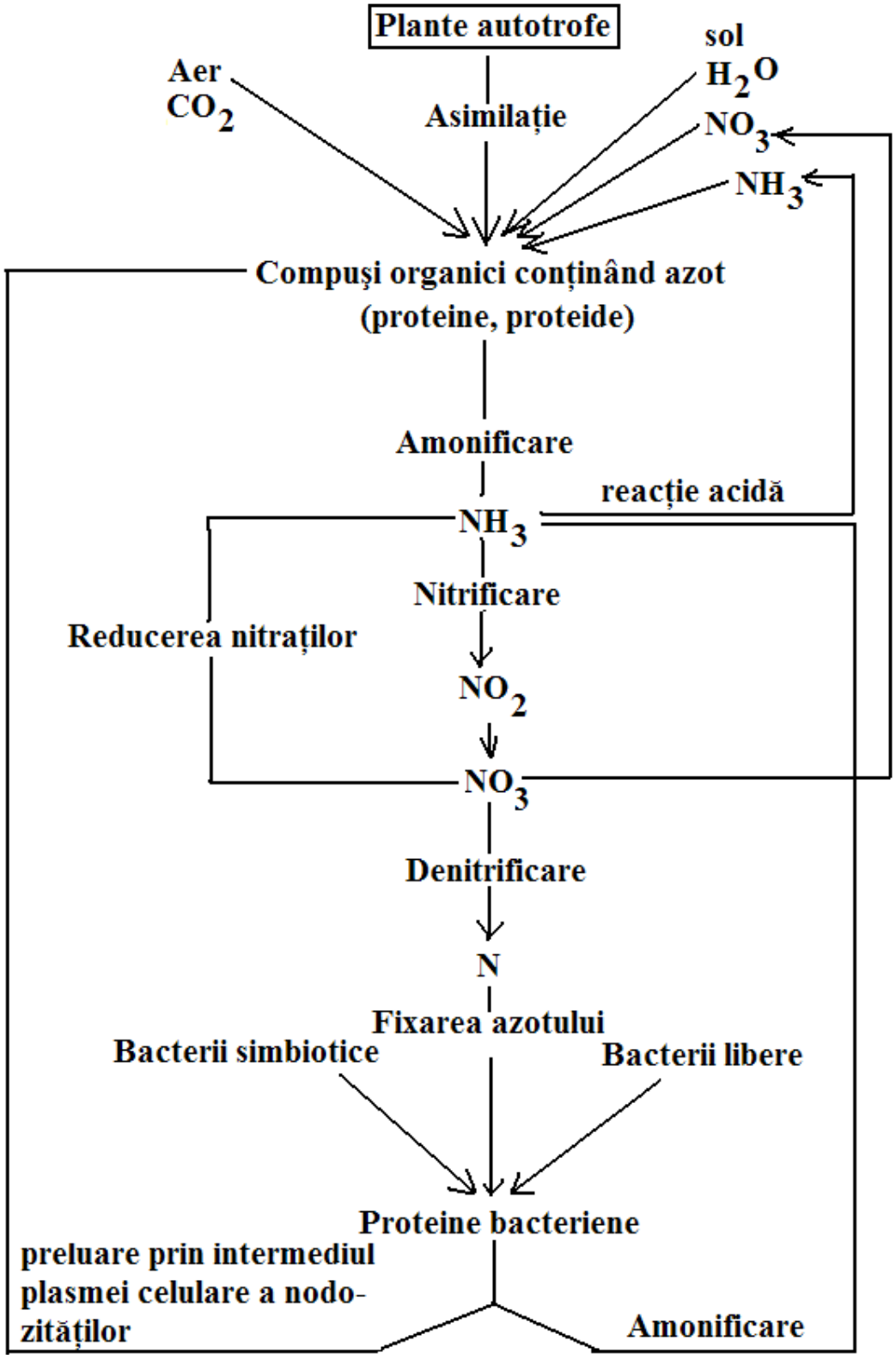


Figura nr. 81 – Circuitul biologic al azotului (d. Müler, 1968)

Capitolul 6
TRANSFORMAREA, CIRCULAȚIA ŞI DEPUNEREA SUBSTANȚELOR ORGANICE ÎN PLANTE

6.1. Sinteza, transformarea şi depunerea substanțelor organice

În plantele verzi, ca urmare a fotosintezei, se acumulează o multitudine de substanțe ce sunt transportate spre zonele de creştere, pentru sporirea în greutate şi volum a tuturor organelor vegetale. O parte din aceste substanțe organice se consumă în procesul de respirație pentru procurarea energiei metabolice celulare, iar cea mai mare parte se depune în organele de rezervă şi fructe. Migrarea intensă a substanțelor organice în plante se face sub formă de soluție, sevă organică (elaborată), în principal prin floem – vase liberiene şi în mică parte prin xilem, mai ales primăvara.

6.1.1. Glucidele

Dintre toate substanțele produse prin fotosinteză, glucidele (hidrații de carbon formează proporția cea mai mare, aproximativ 2/3, restul fiind alte substanțe organice, dar mai ales cele cu azot (1/3).

Pornind de la 1,6-difosfofructoză (esterul Harden-Joung), prin defosforilare şi izomerizare se formează monoglucidele (glucoză, fructoză), iar apoi diglucide (zaharoza) şi poliglucide.

Glucidele pot fi transformate prin oxidare în acizi organici, prin reducere în lipide şi prin oxidare combinată cu adiție de amoniac în aminoacizi, compuşi de bază în alcătuirea substanțelor proteice. În organismele vegetale, glucidele sunt substanțe ternare, în care proporția elementelor (C : O : H) este de aproximativ 1 : 1 : 2 şi alcătuiesc substanțele de bază ale țesuturilor de susținere şi ale celulelor vegetale, în general. Ele se acumulează în sucul tuturor celulelor vii, formând materialul de bază de sinteză pentru unii complecşi, cum sunt heterozide, acizi nucleici şi esteri fosforici, substanțe foarte stabile, care circulă cu uşurință în corpul plantelor.

Monoglucidele cele mai răspândite în plante sunt: trioze, pentoze şi hexoze.

Dintre *trioze* (oze cu 3 atomi de C în moleculă), aldehida glicerică şi dioxiacetona sunt substanțele primare ale fotosintezei ce se află în echilibru dinamic şi reprezintă baza de obținere a substanțelor celor mai complexe.

Ca *pentoze,* mult răspândite sunt: xiloza, arabinoza şi riboza (aldopentoze), cu grupare aldehidică în C_1 şi riboza (cetopentoză) cu grupare cetonică în C_2. Aceste pentoze sunt mai puțin răspândite în celulele vegetale ca substanțe pure, dar se găsesc în cantități mari în compuşi.

De exemplu, riboza, intră în compoziția acizilor nucleici, a unor vitamine şi enzime iar prin polimerizare dă ribani.

Arabinoza intră în molecula hemicelulozei din membranele vegetale, sub formă de arabani, existenți ca gume secretate de prun, cireş, piersic, conifere.

Xiloza se condensează în poliglucidul xilan din membranele celulare, gume vegetale, pectoză sau protopectină, împreună cu arabanii (tegumente seminale, coceni de porumb).

Pentozele se pot metila şi se formează astfel ramnoza, cât şi keracianozidul, care este un heterozid (ramnoză şi agliconul cianidol) din fructe de cireşe şi colorantul quercetina din scoarţa de stejar.

Dintre *hexoze* o mare răspândire în plante o au: manoza, galactoza (aldohexoze) şi fructoza, sorboza (cetohexoze).

Glucoza se depune ca substanţe de rezervă în sucul bacelor de struguri, în celulele bulbilor de ceapă. În struguri se găseşte alături de fructoză în cantitate mare, de până la 200 g/l. Glucoza este cel mai important monoglucid şi substanţa de bază în formarea dizaharidelor (zaharoza, maltoza, lactoza, celobioza) şi a polizaharidelor (amidon, glicogen, celuloză).

Fructoza este o cetohexoză; se mai numeşte zahăr de fructe unde se află în cantităţi mari. Formează poliglucide nereducătoare, dintre care cel mai important este inulina $(C_6H_{10}O_5)_n$ ce se găseşte în napi şi rădăcini de *Dahlia* şi *Inula*.

Oligoglucidele pot fi: diglucidele (formate din două oze) triglucidele (3 oze), tetraglucidele (din 4 oze).

Dintre *diglucide*, cea mai importantă este zaharoza, formată din glucoză şi fructoză prin eliminarea unei molecule de apă. ($C_{12}H_{22}O_{11}$).

Zaharoza este o substanţă foarte solubilă, se acumulează în sucul vacuolar al celulelor verzi şi ca substanţă de rezervă în celulele mezofilului (la graminee), în parenchimul tulpinilor de trestie pentru zahăr şi în cel al rădăcinilor de sfeclă pentru zahăr.

Maltoza este un alt diglucid, ce se găseşte în cantitate mare în seminţe pe cale de germinare, ca produs de hidroliză a amidonului. Sub acţiunea amilazei, amidonul hidrolizează în 20% dextrine şi 80% maltoză.

Lactoza se găseşte în laptele animalelor şi este folosită de microorganismele lactice pentru formarea acidului lactic în fermentaţia lactică.

Dintre *triglucide* menţionăm: rafinoza şi gentianoza. Rafinoza (glucoză + fructoză + galactoză) se află în rădăcinile sfeclei pentru zahăr (0,2 – 1%) şi la prelucrarea acesteia trece în melasă. În soia, trifoi, măzăriche, diverse labiate, lupin se găsesc şi alte triglucide.

Dintre *tetraglucide* citǎm stahioza din boabele de fasole.

Poliglucidele sunt substanţe de polimerizare de la monoglucide prin eliminarea mai multor molecule de apă.

Amidonul reprezintă cel mai răspândit poliglucid din celulele vegetale $(C_6H_{10}O_5)_n$, ca substanţă de rezervă şi sursă de hrană. Se acumulează în seminţe, fructe, frunze, rădăcini şi tuberculi. Se depune ca substanţă de rezervă sub formă de granule, în aminoplastele organelor de rezervă şi au o formă caracteristică.

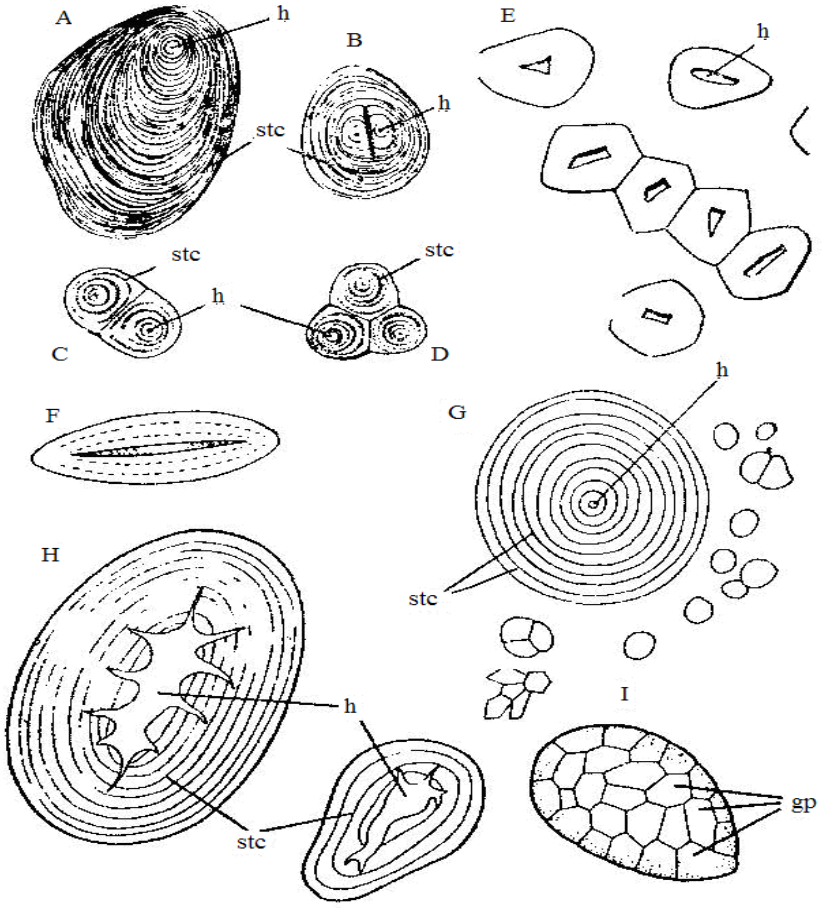


Figura nr. 82 - Forme diferite ale granulelor de amidon:
A, B – granule simple (*Solanum tuberosum*); C, D – granule semicompuse (*Solanum tuberosum*); E – granule poliedrice (*Zea mays*), F, G – granule mari şi mici (*Triticum vulgare*); H – granule simple, cu hil ramificat (*Phaseolus vulgaris*); I – granule compuse (*Oryza sativa*); h – hil; gp – granule parțiale (simple); stc – straturi de creştere; (d. Gabriela Şerbănescu-Jitariu, 1980)

Granula de amidon este formată dintr-un înveliş extern, care are ca bază substanța numită amilopectina (76-80% din total) şi partea internă, formată din amiloză (20-24% din total), ce se colorează intens în albastru cu iodul. Enzima ce hidrolizează amidonul este amilaza, care, împreună cu maltaza din semințele germinate, îl hidrolizează până la maltoză şi glucoză. Amidonul formează 70-80% din endospermul seminal al semințelor de cereale şi din tuberculul de cartof.

Glicogenul este un alt poliglucid, ce se acumulează mai mult în celulele algelor albastre, ciuperci, mixomicete, formând aşa numitul schelet micelar în care se încrustează.

Hemicelulozele însoțesc celuloza în tulpina plantelor lemnoase, alături de lignină, răşini, taninuri, substanțe minerale. Dintre plante numai unele microorganisme conțin enzime ce hidrolizează celuloza în celobioză (celulaza) şi glucoză (celobioza). În plantele textile celuloza alcătuieşte ceea ce se numeşte fibre, respectiv fuiorul la in şi cânepă şi vata din capsulele de bumbac.

Heterozidele sunt substanţe formate din zaharuri, combinate cu substanţe neglucidice (agliconi). În această grupă sunt incluşi *glucosizii* din vacuola celulelor vegetale ca: *alcoolici*- salicina (tulpini de salcie), siringina (tulpini de liliac), *flavonici,* cu agliconul flavonol şi *antocianici* cu agliconii, pelargonidină, cianidină şi delfinidină, coloranţi din petalele de *Crocus*, *Pelargonium*, *Delphinium* etc. Aceşti pigmenţi antocianici şi flavonici (pigmenţi galbeni) sunt indicatori naturali ai reacţiei sucului vacuolar (culoare roşie în mediul acid, culorile albastră şi galbenă în mediul alcalin, culoare violetă în mediul neutru). Antocianii dau culoarea albăstruie, violetă, roşie la petale, frunze, rădăcini, fructe. Factorii de mediu cu anumite valori pot influenţa sinteza antocianilor în plante (temperatură joasă, lumină puternică, lumină roşie sau violetă, uscăciunea mediului şi traumatismele).

2. Lipidele

În cazul unei nutriţii deficitare în azot, celulele verzi produc prin fotosinteză o proporţie mai mare de substanţe grase, uneori chiar de 10 ori mai mult. În cloroplastele izolate de floarea-soarelui s-a putut evidenţia prezenţa ^{14}C din $^{14}CO_2$ asimilat, în acizi graşi proveniţi din acidul 3-fosfogliceric. Sinteza substanţelor grase necesită însă o cantitate mai mare de H^+ respectiv de $NADPH_2$ obţinut în faza de lumină a fotosintezei. Lipidele se acumulează mai ales în seminţele plantelor, cum ar fi: floarea –soarelui (30-50%), rapiţă (42%), arahide (48-60%), ricin 51%, soia 15-30%. În zonele temperate, lipidele se găsesc în plante ca uleiuri, în zonele calde ca substanţe solide (nuci de cocos). În fructe, lipidele se acumulează numai la măslini (*Olea europea*). Uleiurile vegetale sunt triesteri ai glicerinei cu acizii graşi. Dintre acizii saturaţi mai răspândiţi la formarea uleiurilor vegetale sunt: *palmitic* şi *stearic*, iar ca acizi nesaturaţi *acidul oleic* şi *linoleic*

Pentru folosirea lipidelor, celulele vegetale le hidrolizează în acizi graşi şi glicerină, iar acizii graşi sunt tranfosrmaţi în glucide solubile (glucoză, fructoză şi zaharoză). Lipidele au o energie potenţială de 9,3 kcal la 1 g ulei.

În plante, alături de ulei, în cariopsele cerealelor şi boabe de leguminoase se găsesc *steroli* (0,2-0,6%), dintre care cei mai importanţi sunt: citosteroli, stigmasteroli şi spinasteroli. De asemenea, se mai află heterozide steroidice, cardiotonice şi saponine. Cele *cardiotonice* sunt în plante medicale, ca: *Digitalis purpurea* (seminţe şi frunze), din care se extrage digitalina. *Saponinele* sunt substanţe tensioactive, ce formează emulsii şi se folosesc ca detergenţi, dar şi ca substanţe farmaceutice (hormoni steroidici); predomină în *Saponaria officinalis* şi *Gypsophila paniculata*.

6.1.3. Substanţe organice cu azot

Cele mai simple substanţe organice cu azot – aminoacizii - se pot forma direct în fotosinteză, fapt relevat prin aceea că la lumină sinteza proteinelor are loc foarte repede în plante, în numai 3-5 minute. O altă cale de obţinere a proteinelor este din aminoacizi rezultaţi din produsele intermediare ale degradării oxidative a glucidelor prin adiţionare de NH_3 (aminare reductivă).

Proteinele sunt substanţe fundamentale (matrix ale protoplasmei celulare, în compoziţia căreia au o pondere mai mare de 50%. În organele vegetale se acumulează ca

substanţe de rezervă în seminţe, mai ales în cele de leguminoase, 25-30% la fasole, soia, mazăre, lupin etc. de asemenea se depun în cariopsele de grâu şi porumb (10-12%).

Proteinele sunt clasificate biochimic în: *holoproteide* şi *heteroproteide.* Ca holoproteide sunt: aminoacizii, peptidele (cu 2-30 aminoacizi) şi proteinele moleculare. Dintre heteroproteide se pot menţiona: fosfoproteide, glucoproteide, nucleoproteide şi cromoproteide. Heteroproteidele sunt formate dintr-o proteină propriu-zisă şi o grupare prostetică (neazotată).

Holoproteidele. Aminoacizii sunt substanţe de bază ale proteinelor şi se formează în citoplasmă prin aminare reductivă şi transaminare de la acizi cetonici, prin sinteza primară în fotosinteză (serina, alanina), dar mai ales prin sinteza secundară pe baza produşilor intermediari (acizi organici) ai respiraţiei celulare. În substanţele proteice proporţia elementelor este următoarea: 53-54%C, 19,2 % O_2, 16% N, 7% H_2 0,5-2% S; unele proteine conţin şi fosfor. Trebuie remarcată specificitatea proteinelor pentru fiecare individ şi în cadrul acestuia a fiecărui organ şi ţesut.

Deosebirile dintre substanţele proteice se datoresc componenţei lor în aminoacizi: s-au izolat 28 acizi aminici esenţiali grupaţi astfel: *monobazici:* glicocol, alanina, valina, leucină, izoleucină, fenilamină; *oxiaminoacizi:* serina, treonina, oxiglutamic, tirozina; *bibazici:* asparagic, glutamic; *diaminoacizi:* ornitina, lizina; *tioaminoacizi:* cisteina, cistina, metionina; *heterociclici:* prolina, oxiprolina, histidina, triptofan.

Substanţele proteice sunt hidrofile, amfotere, în celulele vegetale sunt sub formă de soluţii coloidale apoase şi sub formă solidă, în grăunciorii de aleuronă.

Dintre diferitele substanţe proteice în plante se găsesc: *albumina, globulina* (legumina din mazăre, conglutina din lupin, edestina din seminţe de cânepă) , *gluteina* din cariopsele cerealelor, formate din glutenine şi gliadine; când lipseşte gluteina aluatul nu creşte. Cariopsele de orz şi secară conţin cele mai puţine glutenine, iar porumbul nu are gluteine. Cele mai simple ca structură sunt *prolaminele* (zeina din porumb), ca şi histonele.

Moleculele proteice au proprietatea de a se încatena, formând lanţuri lungi sau mai scurte (drepte sau ramificate), alcătuind micele coloidale (agregate moleculare) ce pot lega (fixa) diferite substanţe, mai mult sau mai puţin labil: apă, elemente minerale, substanţe organice (radicali).

Heteroproteidele se pot grupa în: fosfoproteide, glucoproteide, nucleoproteide, cromoproteide. *Fosfoproteidele* conţin în molecula lor H_3PO_4 legat de serină şi treonină. *Glucoproteidele* sunt formate din proteine şi glucide. Ambele grupe se găsesc în cea mai mare proporţie în organismele animale. *Nucleoproteidele* sunt cele mai importante din celulele vii , animale şi vegetale. Acizii nucleici (ARN, ADN) conţin baze azotate (purinice sau pirimidinice), glucide (pentoze sau dezoxiriboza) şi H_3PO_4. Unitatea constituentă a acizilor nucleici sunt nucleotidele.

Cromoproteidele reprezintă o grupă cu deosebită importanţă fiziologică. În această grupă intră: clorofila, carotenoproteidele şi enzime de mare însemnătate în catabolism (respiraţie, fermentaţii), ca: citocromi, citocromoxidaza (pigmenţi roşii), peroxidazele, catalaza, dehidraze aerobe – flavinenzimele (FAD şi FMN). Toate aceste proteide au proteina pe structura unei porfirine, iar partea prostetică poate fi un nucleu tetrapirolic cu Mg^{++} ca la clorofilă, cu Fe^{++} ca la citocromi, peroxidaze, catalaze. Celulele vii, atât vegetale cât şi animale, au proprietatea de a-şi constitui nucleul

porfirinic şi coloranţii tetrapirolici, nucleu de care depinde întreaga capacitate biologică a organismului respectiv.

Sinteza intensă a proteinelor are loc mai ales în frunzele tinere şi mature, cu activitate fotosintetică ridicată. În frunzele bătrâne, datorită proteolizei intense, se găsesc mari cantităţi de aminoacizi şi amide. Aceasta se datoreşte scăderii sintezei secundare, cât şi folosirii aminoacizilor cu substrat în respiraţia celulară. Proteinele se acumulează cel mai mult în sistemele enzimatice.

Formarea substanţelor proteice în plante prin polimerizarea aminoacizilor pe ribozomii din ergastoplasmă, sediu de formare a substanţelor proteice în plante.

Plantele verzi formează mai repede proteine decât plantele lipsite de clorofilă, deoarece au un conţinut ridicat de glucide produse prin fotosinteză, ai căror produşi intermediari din timpul glicolizei pot fixa amoniacul, dând substanţe organice cu azot (aminoacizi) din care, prin transformări ulterioare, se formează întregul complex de substanţe proteice.

Substanţele proteice acumulate prin sinteza primară în frunze migrează sub formă de aminoacizi sau asparagină în celelalte organe ale plantelor. Descompunerea proteinelor în substanţe mai simple asimilabile are loc sub influenţa enzimelor. În organele unde se repartizează, aminoacizii participă la resinteza proteinelor (sinteza secundară). Concomitent cu descompunerea proteinelor are loc şi punerea în libertate a unor cantităţi mari de NH_3, aceasta mai ales în procesul germinării seminţelor, când unii aminoacizi nu-şi găsesc integrarea în unele substanţe proteice şi rămân de „ prisos” , descompunându-se mai departe în NH_3 şi alte substanţe neazotate, prin intermediul unei enzime de dezaminare.

Din determinarea compoziţiei chimice a seminţelor în curs de germinare s-a putut constata că proteinele scad în decurs de 15 zile, dar creşte mereu cantitatea de aminoacizi în special de amide şi asparagină. Dacă se face hidroliza substanţelor proteice în vitro nu se obţin niciodată asparagină, ci numai aminoacizi. Deci, asparagina rezultă numai în plante din acidul asparagic. În organismul vegetal viu, pe lângă cetoacizi, asparagina este prin excelenţă substanţa ce fixează NH_3, fiind substanţa organică de bază de la care se pleacă în sinteza proteinelor.

6.1.4. Substanţe organice secundare

Ca substanţe organice secundare se pot menţiona: uleiurile eterice, alcaloizii, taninurile, gumele.

Uleiurile eterice au un rol biologic încă necunoscut. Se acumulează în diferite organe vegetale, dar mai ales în petale, seminţe, rădăcini, coajă, lemn. Aceste substanţe sunt formate mai ales din hidrocarburi terpenice.

Uleiul din petale de trandafir conţine o terpenă aciclică numită citronelol. În cojile de portocale, lămâi, în chimen şi ţelină se găseşte d-limonenul şi l-limonenul. În frunzele de mentă se află mentol, pinen, limonen, în cele de busuioc (ocimen + metil chavicol), la pelin tuionă + felandren.

Parfumul florilor de crizantemă are următorii compuşi chimici: tetracolsan + hexacosan + frutescină; la levănţică există lavandulol + etilamilcetonă + linalol + butirat de izoamil; la muşeţel se găseşte un amestec de parafine + acetilene + furfurol.

La măr, în fructe şi seminţe, se acumulează ca uleiuri eterice – formiat de amil şi acetat de izoamil; la fenicul - fenchon, felandron şi anetol, iar în nucile verzi – hidrojuglonă.

În rădăcini de hrean, seminţe de muştar şi în ridichi se află uleiuri eterice ce conţin seneroli (heterozide cu sulf). Sinigrina din muştar conţine alilsenevol. Gustul specific din migdalele amare, ca şi cel din sâmburii de prun, piersici, caise şi zarzăre este dat de un heterozid cu azot – cianogen - denumit amigdalină.

Plantele cu un conţinut mare de uliuri eterice (40%) acumulează ceea ce numim *balsamuri*, existente în câteva specii de plante lemnoase exotice.

Alcaloizii sunt substanţe organice heterociclice cu azot, care se obţin prin transformarea aminoacizilor, aminelor şi aldehidelor. Rolul lor în plante nu este încă precizat, dar este bine cunoscut pentru organismul uman şi animal, fiind substanţe folosite în terapeutica medicală. Alcaloizii se acumulează în diferite specii din familiile: *Magnoliaceae*, *Papaveraceae*, *Ranunculaceae*, *Solanaceae*, *Cruciferae* şi *Liliaceae* şi anume în vase conducătoare, vase laticifere, scoarţă, rădăcini, frunze, meristemele apicale, ţesuturi epidermice.

Taninurile sunt polifenoli ce se pot lega uşor de proteine şi alţi polimeri. Se acumulează în sucul vacuolar, ca taninuri hidrolizabile şi condensate, în unele fructe necoapte, în rădăcini, scoarţa pomilor, conuri de brad şi chiar frunze din speciile de Labiatae. Substanţele tanante cunoscute din plante sunt: juglanina din cojile de nucă (*Juglans*), catechina din frunzele de ceai, castalagina din frunzele de castan comestibil, glucogalina din revent şi taninul turcesc din galele de pe ramurile de stejar.

Cauciucul este un politerpen $(C_5H_8)_n$, ce se găseşte în seva arborelui de cauciuc (*Hevea brasiliensis*), dar şi în alte 500 specii, de exemplu specii de Euphorbia, ce secretă din tulpini un latex lipicios. De asemenea, se găseşte în sucul din tuburile laticifere de la *Taraxacum cocksagâz*.

6.2. Transportul substanţelor organice în plante

Substanţele organice sintetizate în rădăcini se deplasează spre organele aeriene prin xilem. Cele mai multe substanţe organice sunt sintetizate în frunze, de unde circulă prin toate ţesuturile vii. Ţesuturile conducătoare specializate pentru acest proces sunt tuburile ciuruite (floem).

6.2.1. Evidenţierea transportului prin floem

Se deschid tuburile ciuruite făcând *incizii* prin scoarţă

O altă metodă este aceea a *inelării* prin care se observă că părţi din plantă de sub inelare îşi încetează creşterea şi adesea mor. Substanţele elaborate circulă de sus în jos (descendent).

Transportul ascendent şi descendent al sevei organice se face prin floem, respectiv prin tuburile ciuruite şi numai într-o mică măsură prin parenchimul liberian.

2. Mecanismul circulaţiei prin floem

Mecanismele sugerate pentru deplasarea prin floem nu pot fi înţelese decât pe

baza cunoaşterii structurii acestui ţesut conducător. Floemul la plantele superioare este alcătuit din tuburi ciuruite, fiecare fiind format din celule vii, denumite *elemente ciuruite.* Acestea sunt alungite, aşezate cap la cap, despărţite prin membrane transversale, prevăzute cu mulţi pori, cu diametrul de 0,5-10μ, denumite *plăci ciuruite.* La nivelul acestor peri există o continuitate a ergatoplasmei de la o celulă la alta, prin care substanţele pot trece cu mare viteză.

Un glucozan, denumit *caloză*, este adesea depozitat în jurul porilor plăcilor ciuruite şi mai târziu poate îngusta lumenul porului sau îl poate astupa complet iarna sau la sfârşitul perioadei funcţionale a tubului ciuruit. Caloza poate fi îndepărtată din plăcile ciuruite, fapt ce arată că celulele care alcătuiesc tubul ciuruit au o activitate metabolică, deşi nu posedă nucleu, sunt bogate în citoplasmă, efectuează procese enzimatice.

Tuburile ciuruite sunt legate prin plasmodesme ca celulele parenchimatice vecine, la toate nivelele, asigurându-se astfel transferul substanţelor din seva elaborată la ţesuturile vecine. La angiosperme, de-a lungul tuburilor ciuruite se află celulele anexe, câte două pe o parte a unui tub. Când tuburile ciuruite nu mai funcţionează celulele anexe mor în acelaşi timp. Numeroase plasmodesme leagă tuburile ciuruite cu aceste celule anexe.

Celulele anexe sunt nucleate, au citoplasmă densă şi o intensă activitate metabolică, iar legătura lor cu tubul ciuruit a dus la ideea că ele joacă un rol special în procesul translocaţiei în tuburile ciuruite corespunzătoare.

Liberul formează o reţea continuă în plantă, de la meristemele primare din vârful vegetativ şi până la extremitatea nervurilor foliare, asigurând astfel translocaţia substanţelor organice pentru toate organele.

3. Formele sub care circulă substanţele organice prin floem

Pentru obţinerea sevei din tuburile ciuruite s-a analizat compoziţia picăturilor obţinute din stiletul de afide recoltat din tubul ciuruit. Substanţele găsite în floem au fost glucide, proteine, acizi organici, substanţe minerale.

Glucidele. Peste 90% din substanţa uscată au constituit-o glucidele. La multe specii de arbori singurul glucid găsit în vasele liberiene a fost zaharoza.

Teste efectuate asupra speciilor din familia leguminoase au arătat că zaharoza este singurul glucid prezent. În unele specii din familiile *Oleaceae*, *Verbenaceae*, *Bignoniaceae*, sunt prezente în cantităţi apreciabile glucide superioare zaharozei. S-a găsit în plantele de *Cucurbita pepo* aprovizionate cu $C^{14}O_2$, după 30 minute de absorbţie, că 70% din radioactivitate a putut fi detectată în stahioză şi verbascoză. Concentraţia de zahăr toatal din sevă a fost 0,2-0,5M.

Compuşii cu azot. Substanţele cu azot sunt transportate prin tuburile ciuruite sub formă de aminoacizi şi amide. În stiletul de afide la salcie se găsesc: acid aspartic, acid glutamic, serina, alanina, valina, leucina, fenilalanina, asparagina, glutamina şi, posibil acidul aminobutiric. Cea mai mare concentraţie s-a găsit primăvara în mugurii umflaţi, unde azotul total a fost 0,2%. În frunzele mature, N-total a fost mai mic de 0,03%, iar din aceasta un mic conţinut l-a avut acidul aspartic, acidul glutamic, glutamina şi urme de asparagină; în frunzele bătrâne N- total creşte din nou, iar compuşii prezenţi primăvara la dezmugurire au fost găsiţi din ou.

Acizi organici. Peel şi Westhary au semnalat prezenţa în exudatul plantelor a acizilor citrici, tartic şi oxalic

Substanţe minerale. Prin vasele ciuruite circulă şi unele substanţe minerale care nu au fost utilizate în frunze. Ziegler a detectat fosfor anorganic în exudatul scoarţei, dar în concentraţii sub 0,1%. Pell şi Westharly au semnalat prezenţa potasiului în exudatul de la salcie, în concentraţie de până la 2%.

6.2.4. Direcţia transportului asimilatelor

Substanţele organice pot migra din tuburile ciuruite spre parenchimurile lemnoase ale organelor de rezervă, unde sunt înmagazinate. Aceasta este un *transport orizontal*, care se face pe distanţe scurte şi cu viteze mai mici. Migrarea substanţelor în parenchimuri este un proces activ, metabolic, legat de respiraţie. Bauer a aplicat florizidin, o substanţă chimică ce afectează transferul fosforului, la frunzele de *Pelargonium* şi a găsit o evidentă încetinire a transportului din limb. Întrucât inhibitorii metabolismului frânează transportul prin parenchimuri, s-a sugerat dependenţa lui de activitatea metabolică.

Infiltrarea ATP-ului în frunze a accelerat migrarea în ţesuturile parenchimatice, presupunându-se că şi fotosinteza are rol în acest transport. Se consideră că unele substanţe fosforilate sau de natură proteică pot interveni ca transportori ai asimilatelor în parenchimuri.

Direcţia de scurgere a sevei elaborate în tuburile ciuruite poate avea două direcţii: una descendentă de la frunze spre tulpină şi rădăcină şi alta spre centrele de mobilizare, reprezentate prin flori, fructe, tuberculi şi bulbi.

În timpul perioadei de vegetaţie direcţia de circulaţie a substanţelor organice este diferită. În fazele creşterii vegetative, seva elaborată circulă spre organele plantei în creştere. În momentul formării fructelor deplasarea substanţelor organice se face către zonele de fructificare.

La floarea-soarelui asimilatele din anumite frunze sunt transportate către fiecare sector a capitulului. S-a arătat de asemenea, că frunzele superioare alimentează, în principal, ramurile din partea superioară şi mijlocie a tulpinii, în timp ce frunzele mai de jos alimentează rădăcinile. Există însă deplasări ascendente de la frunzele de jos, proces care se intensifică dacă unele din frunzele superioare sunt înlăturate.

Dealtfel, rolul frunzelor în alimentarea plantelor cu asimilate este în funcţie de vârsta lor. În cercetări cu C^{14} s-a constatat că frunzele mature de piersic îndeplinesc funcţii diferite. Primele 5-7 frunze de pe pareta superioară a lăstarului alimentează apexul şi frunzele tinere, în timp ce restul frunzelor trimit asimilatele, în afara lăstarului respectiv, în toată planta. Frunzele tinere folosesc propriile asimilate pentru creşterea lor. Când creşterea este discontinuă toate frunzele de pe lăstar „ exportă” asimilatele în întreaga plantă.

Categoriile de substanţe organice care migrează prin floemul plantelor pomicole sunt: asimilatele de rezervă şi asimilatele noi.

Asimilatele de rezervă, depozitate în rădăcini după căderea frunzelor, sunt utilizate, în principal, pentru formarea aparatului fotosintetic în primăvara următoare, pentru creşterea rădăcinilor noi şi la formarea primelor ţesuturi vasculare.

Asimilatele noi sunt folosite în cel mai înalt grad la formarea fructelor, care se acumulează. La piersic, substanţele de rezervă sunt intrebuinţate mai mult de soiurile timpurii, în comparaţie cu soiurile târzii. Resturile de asimilate noi, nevalorificate în fructe, sunt transportate toamna în rădăcini.

5. Factorii care influenţează transportul substanţelor organice

Temperatura. O.F. Curtis a observat efectul scăzut al temperaturii asupra translocaţiei, constatând o semnificativă întârziere a transportului de substanţe organice până la 6^0C. Cercetări ulterioare au arătat că, la peţioli de sfeclă pentru zahăr, cât şi la tulpinile de tomate, scăderea temperaturii intensifică ritmul translocării substanţelor organice.

Böhning a investigat efectul temperaturii asupra translocaţiei glucidelor din frunzele de fasole şi a găsit un optim la 35^0 C, iar la tomate 24^0 C. Vernon şi Aranoff au găsit la soia că transportul în condiţii de temperatură scăzută 2^0 C se reduce la mai puţin de jumătate faţă de temperatura normală de viaţă a plantei.

Efectul negativ al temperaturii asupra transportului de substanţe organice ar putea fi corelat cu creşterea vâscozităţii sevei şi cu ritmul scăzut al proceselor metabolice.

Lumina influenţează evident translocaţia substanţelor organice, furnizând energia pentru pentru formarea produşilor de fotosinteză. Transportul substanţelor asimilate este de 3-4 ori mai intens ziua decât noaptea. S-a găsit la dovleac, în plantele tinere, că atât ziua cât şi noaptea asimilatele sunt transportate către rădăcină; mai târziu acest transport spre rădăcină are loc numai noaptea. După 50 de zile majoritatea substanţelor sunt translocate în tulpină ca substanţe de rezervă, iar în plantele mature asimilatele circulă din nou către rădăcină noaptea.

Ritmicitatea nictimerală se pune în legătură cu prezenţa calozei în tuburile ciuruite, sintetizată noaptea şi dizolvată la sfârşitul zilei, cât şi cu activitatea protoplasmatică a elementelor ciuruite şi celulelor anexe.

Umiditatea influenţează favorabil translocaţia. S-a demonstrat că un deficit prelungit al umidităţii solului reduce fluxul asimilatelor din frunze spre rădăcini la sfecla pentru zahăr şi spre spice la grâu. Această scădere se poate datora şi unui efect secundar, şi anume micşorarea cantităţii substanţelor asimilate din frunze şi creşterea pierderilor prin respiraţie.

Fertilizarea cu azot a sporit translocaţia asimilatelor din frunze spre rădăcinile de dovleac. Aşezând plante într-o soluţie de NO_3NH_4 s-au transportat de peste patru ori mai multe asimilate radioactive în rădăcini decât la plantele ţinute în apă distilată.

Pe lângă efectul pozitiv al azotului asupra transportului, la grâu, floarea- soarelui, s-a constatat că şi deficienţa de potasiu a redus translocaţia, chiar mai mult decât deficienţa de azot.

Borul, în soluţie de 10 ppm, alături de zaharoză (cu C^{14}) aplicat pe frunze a determinat o creştere a radioactivităţii în tulpini cu 550% faţă de martorul fără bor.

Capitolul 7
RESPIRAȚIA PLANTELOR

Pe calea reacțiilor de sinteză a substanțelor organice proprii, atât plantele autotrofe cât şi cele heterotrofe, după mecanisme specifice, acumulează anumite substanțe organice de rezervă, bogate în energie chimică potențială. O parte din aceste rezerve este consumată la nivelul celulelor vii în procesul de respirație, în care se eliberează energie chimică.

7.1. Definiție şi importanță

Respirația este procesul fiziologic în care substanțele organice sunt descompuse în celulele vii, pe cale enzimatică, prin reacții de oxidoreducere, cu eliberare de energie chimică. Respirația, ca proces exergonic, are o mare însemnătate în viața plantelor, întrucât furnizează energia necesară reacțiilor de sinteză, respectiv sinteza proteinelor, grăsimilor, pentru absorbția elementelor nutritive din sol, circulația diferitelor substanțe, mişcări ale plantelor, procese de creştere etc. Multe aspecte din viața plantelor pot fi uşor înțelese dacă se cunoaşte procesul de respirație. Astfel, germinarea semințelor, creşterea rădăcinilor pot fi frânate de factori care limitează respirația.

Respirația este opusă ca sens fotosintezei; ea face parte din latura catabolică a metabolismului. În respirație, substanțele organice de rezervă sunt folosite treptat, potrivit cu cerințele celulei pentru energie. Respirația este comună tuturor celulelor vii, pe toată durata vieții lor, atât ziua cât şi noaptea. Respirația poate avea loc cu participarea oxigenului atmosferic sau fără participarea oxigenului din atmosferă. În funcție de aceasta, se disting două tipuri de respirație: *respirația aerobă* şi *respirația anaerobă*.

Respirația aerobă sau *anaerobioza* este specifică plantelor anaerobionte, adaptate să respire în absența oxigenului molecular atmosferic (microorganisme de fermentație şi unele aerobionte aflate în condiții de lipsă de oxigen molecular).

În timpul zilei, la lumină, organele verzi realizează respiraţia concomitent cu fotosinteza. Organele lipsite de pigmenţii asimilatori, deşi nu efectuează reacţii de fotosinteză, respiră totuşi, utilizând ca substrat respirator substanţe organice transportate de la organele asimilatoare prin curentul sevei elaborate, pe calea vaselor de liber. Atât în respiraţia aerobă cât şi în cea anaerobă se pune în libertate energie chimică, care, cantitativ, este mult mai redusă în respiraţia anaerobă decât în respiraţia aerobă.

Energia eliberată se înmagazinează în legăturile dintre atomi şi grupări de molecule. Cea mai mare parte din energia chimică eliberată se concentrează în legăturile macroergice ale compuşilor fosfatici de tipul ATP, ca *energie chimică* fiziologic utilizabilă.

O cantitate relativ mică de energia eliberată este utilizată pentru menţinerea structurii protoplasmei celulelor vii (*respiraţie de întreţinere*), la celulele în creştere o cantitate mai mare de energie este folosită în procesele de sinteză a substanţelor organice de structură (*respiraţie de creştere*).

O altă parte din energia chimică eliberată în respiraţie se transformă în *energie mecanică,* folosită în realizarea curenţilor citoplasmatici, o parte se transformă în *energie electrică,* iar altă parte este transformată în *energie calorică,* care este iradiată şi pierdută sub formă de căldură. Se apreciază că circa 35% din cantitatea de energie chimică eliberată în respiraţie se pierde sub formă de căldură. Aceasta denotă că nu toată cantitatea de energie chimică eliberată este uzilizată în procesele vitale.

7.2. Respiraţia aerobă

Este tipul de respiraţie care se realizează în prezenţa oxigenului molecular din atmosferă, pe baza ecuaţiei globale:

$$C_6H_{12}O_6 + 6\ CO_2 + 6\ H_2O + E\ (674\ Kcal)$$

De aici rezultă că în respiraţia aerobă are loc o oxidare totală a unei hexoze (glucoza) până la CO_2 şi apă, cu eliberarea întregii cantităţi de energie chimică înmagazinată; schimbul de gaze respiratorii constă îna bsorbţia O_2 şi degajarea de CO_2.

Energia este inclusă în ATP, cu ajutorul căruia celula heterotrofă acoperă cheltuiala sa energetică. La celula verde fotoautotrofă ATP este format în respiraţie prin energia de întreţinere, iar cea mai mare parte din ATP este format în cloroplaste, fiind utilizat local în aceste organite.

Energia chimică eliberată în respiraţie şi formarea de ATP, constituie esenţa procesului de respiraţie numită *energeză,* iar degajarea de energie calorică este cunoscută ca *termogeneză*. Cantitatea de energie chimică care se eliberează depinde de natura chimică a substratului; la un gram de glucoză folosită în respiraţie se eliberează 3,9 Kcal, la 1 g de amidon 4,1 Kcal, la 1 g de proteine 5,7Kcal la 1 g de lignică 6,3 Kcal iar la 1g de grăsimi 9,4 Kcal.

Substratul respirator este oxidat treptat la temperatura şi presiunea atmosferică normale, reacţiile procesului fiind catalizate de enzime specializate. Cea mai mare cantitate din energia chimică eliberată este utilizată prin asimilarea în sinteza compuşilor organici complecşi (proteine, amidon, grăsimi, acizi nucleici), la absorbţia şi circulaţia activă a apei şi a substanţelor minerale şi organice, la reducerea nitraţilor şi sulfaţilor, la menţinerea potenţialului electric celular, la creştere şi mişcările efectuate la nivelul organelor.

În lanțul numeroaselor reacții complexe ale procesului respirației rezultă pe parcurs diferiți produși intermediari dintre care unii constituie punctul de plecare în sinteza altor substanțe; CO_2 care rezultă în final este reutilizat în fotosinteză la nivelul frunzelor, iar apa endogenă, de origine respiratorie, participă la diverse reacții celulare, alături de apa deja existentă în celule.

7.2.1. Intensitatea respirației

Este dificil să se facă o comparație a intensității respirației diferitelor plante, organe, țesuturi şi celule, deoarece valorile nu sunt constante, ci variază funcție de activitatea fiziologică, în etape bine definite de creştere şi dezvoltare. Expresive în această direcție sunt datele din tabelul 7.

Tabelul nr. 7

Intensitatea respirației țesuturilor la unele organe de plante la temperatura de 15-20^0 (în mg CO_2 substanță organică uscată / 24 ore)

Organul analizat	Intensitatea respirației
Frunze de grâu	138,7
Frunze de tei	92,4
Rădăcini tinere de grâu	53,4
Rădăcini tinere de ovăz	31,0
Muguri de liliac în repaus	11,6
Muguri de tei în repaus	7,3
Semințe germinate de muştar	58,3
Semințe germinate de floarea-soarelui	43,7
Rădăcini tuberizate de sfeclă pentru zahăr	6,7
Coajă de lămâie	69,3
Fructe întregi de lămâi	12,4
Miez de lămâie	10,6
Tubercul întreg de cartof	2,35
Coajă de cartof (tuberculi)	11,3
Muguri de cartof în repaus	13,8
Miceliu de Aspergillus niger (2 culturi pe zi)	751,1
Miceliu de Aspergillus niger (3 culturi pe zi)	1682,0
Miceliu de Aspergillus niger (4 culturi pe zi)	276,1

Rezultă că plantele inferioare (bacterii, ciuperci) respiră mai intens decât plantele superioare; aceasta se explică prin faptul că plantele inferioare au un ciclu ontogenetic de durată scurtă, în care are loc diviziunea şi creşterea, procese care reclamă consum intens de energie respiratorie pentru sinteza substanţelor organice structurale.

La plantele superioare, intensitatea respiraţiei se măreşte în următoarea succesiune: plantele submerse, plante de uscat suculente, fasole, floarea-soarelui, cereale. Plantele cu frunze caduce respiră mai intens decât cele cu frunze persistente. Speciile cu fotosinteză de tip C_3 respiră mai intens decât cele de tip C_4

La aceeaşi plantă, respiraţia variază în intensitate cu starea de activitate vitală, cu dezvoltarea şi organul vegetal. Plantele aflate în stare de viaţă activă respiră mai intens decât în stare de viaţă latentă. La toate speciile vegetale, respiraţia este intensă primăvara, când plantele sunt tinere, cu creşterea activă, apoi scade în timpul verii şi mai mult toamna.

7.2.2. Cantitatea de substanţe organice folosite în respiraţie

Producţia de biomasă este strâns corelată cu raportul dintre consumul respirator şi cantitatea de substanţe organice ce se formează în fotosinteză. ţinând seama de faptul că fotosinteza are loc numai la nivelul organelor verzi, în special frunze, şi numai în timpul zilei la lumină, pe când respiraţia are loc la nivelul tuturor celulelor vii, cu şi fără pigmenţi asimilatori, atât ziua cât şi noaptea, rezultă ponderea acestui consum respirator.

Cu cât cantitatea totală de ţesuturi lipsite de pigmenţi este mai mare în raport cu organele fotosintetizante, cu atât consumul respirator este mai ridicat. În general, consumul respirator, exprimat în procente din totalul substanţelor organice formate în fotosinteză, este mai mic la plante erbacee şi mai mare la cele lemnoase; creşte, de asemenea, cu vârsta.

La trestia pentru zahăr, acest consum respirator este cuprins între 20 şi 25% din totalul asimilatelor, la orez, trifoiul târâtor şi sfecla pentru zahăr este de 25%, în timp ce la bumbac este cuprins între 30 şi 40%. În literatură se arată că la plantele cu fotosinteză de tip C_3 (ciclul Calvin) numai în timpul zilei consumul respirator ajunge până la 50% din asimilate, fiind realizat prin fotorespiraţie.

La plantele lemnoase, consumul respirator este destul de mare; la măr, reprezintă circa 33%, iar la arborii de pădure în vârstă de 25 de ani ajunge la 40%, pe când la cei în vârstă de 85 de ani atinge 50%, deoarece odată cu vârsta sporeşte ponderea relativă a ţesuturilor cu respiraţie activă şi în acelaşi timp scade intensitatea fotosintezei.

7.2.3. Natura substanţelor organice utilizate în respiraţie şi coeficientul respirator

La *autotrofe* dintre substanţele organice simple şi complexe existente în celulele vii, sunt utilizate în respiraţie substanţele de rezervă, în primul rând glucidele de rezervă, care constituie substratul respirator fundamental şi universal. Pot fi utilizate şi alte substanţe, cum sunt proteinele, lipidele (la seminţele grase şi fructele de măslin), acizii organici (acid oxalic la plantele de *Oxalis* şi *Rumex*, acid citric la fructele de lămâi, acid tartric la fructele tinere de viţă de vie, acid malic la fructele tinere de măr), manita (la

lăstarii tineri de frasin, măslin, frunze de dafin, cafea, arborele de scorţişoară, mărul lupului, salbă moale, lupoaie), sorbită (scoruş, măr, păr, moşmon).

Heterotrofele utilizează în respiraţie glucide, proteine, lipide, aldehide, acizi organici, alcooli, hidrocarburi etc.

Pentru oxidarea acestor substanţe are loc absorbţia oxigenului molecular şi degajarea bioxidului de carbon, potrivit schimbului gazos respirator. În funcţie de natura chimică a substanţelor organice oxidate, cantitatea de O_2 absorbit diferă de cea de CO_2 eliminat, între care există un anumit raport.

Raportul dintre cantitatea de CO_2 eliminat şi cantitatea de O_2 absorbit în respiraţie este denumit *coeficientul respirator*. Cunoaşterea valorii acestui coeficient este deosebit de importantă întrucât permite stabilirea naturii chimice a substratului respirator. Coeficientul respirator se notează cu $Q_r = CO_2 / O_2$.

Când în respiraţie sunt oxidate complet glucidele, ajungând până la CO_2 şi H_2O, valoarea Q_r este egală cu unitatea după ecuaţia:

$$C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2 + 6\ H_2O + E\ ; \qquad Q_r = 6\ CO_2 / 6\ O_2 = 1$$

În cazul folosirii acizilor organici, valoarea Q_r este mai mare decât unitatea, deoarece acizii organici au molecula bogată în oxigen şi pentru oxidarea lor completă cantitatea de oxigen care se absoarbe din atmosferă este mai mică decât cea de bioxid de carbon care se elimină; de exemplu, la oxidarea acidului oxalic $Q_r = 4$;

$$2\ C_2O_4H_2 + O_2 \rightarrow 4\ CO_2 + 2\ H_2O + E\ ; \quad Q_r = 4\ CO_2 / O_2 = 4$$

Valori supraunitare pentru Q_r se obţin şi în cazul maturării seminţelor grase de plante oleaginoase care acumulează lipide derivând din glucide conform realţiei:

$$6\ C_6H_{12}O_6 + 13\ O_2 \rightarrow C_{16}H_{32}O + 20\ CO_2 + 20\ HO\ ; \qquad Q_r = 20\ CO_2 / 13\ O_2 = 1{,}53$$

Asemănător este şi cazul germinării seminţelor cu tegument greu permeabil pentru O_2, la care respriraţia aerobă decurge concomitent cu respiraţia anaerobă, iar valoarea Q_r este supraunitară, situaţie întâlnită şi la celulele parenchimatice profunde, unde accesul O_2 este anevoios.

Când sunt consumate în respiraţie predominant substanţele lipidice, ca în cazul germinării seminţelor de plante oleaginoase şi în respiraţia celulelor parenchimatice de la unele plante lemnoase ce conţin un procent ridicat de lipide (nuc, salcâm, mesteacăn, arţar, plop, tei, casta, pin), Q_r este mai mic decât unitatea, valoarea medie fiind de 0,7, funcţie de greutatea moleculară a acizilor graşi. Prin oxidarea aerobă completă a acidului stearic, valoarea Q_r este de 0,69 după ecuaţia:

$$C_{18}H_{36}O_2 + 26\ O_2 \rightarrow 18\ CO_2 + 18\ H_2O\ ;\ Q_r = 18\ CO_2 / 26\ O_2 = 0{,}69$$

iar pentru glicerină Q_r = 0,96. Aceasta este situaţia finală, însă lipidele sunt tranformate mai întâi în glucide, care apoi sunt folosite în respiraţie.

Valoarea Q_r mai mică decât unitatea se obţine şi prin oxidarea substanţelor proteice în respiraţie (Q_r = 0,8). Se recurge la utilizarea proteinelor, ca substrat respirator, numai după epuizarea glucidelor şi când plantele sunt înfometate sau în cazuri de stare patologică. În procesele de transformare a proteinelor rezultă amoniac, ca urmare a dezaminării aminoacizilor; amoniacul nu este eliminat ci stocat, prin formarea amidelor (asparagina şi glutamina).

Prin cunoaşterea valorii Q_r se poate preciza baza materială a catabolismului: dacă Q_r = 1 denotă că în respiraţie sunt utilizate glucidele, dacă Q_r = 0,7 înseamnă că sunt folosite lipidele, dacă Q_r = 0,8 sunt folosite proteinele. Aceste date au un caracter orientativ, deoarece Q_r variază în funcţie şi de alţi factori (accesul de O_2, temperatura, transformări metabolice intermediare).

Valoarea Q_r variază şi cu vârsta organului vegetal: la fructele de scoruş, zmeur, tomate, coacăz, prun, pepene galben, spre sfârşitul creşterii, când încă se formează acizi organici, Q_r = 0,85 ; în faza de aromă la aceleaşi fructe Q_r= 1,25, iar în faza de maturare Q_r = 2,70. valorile Q_r la diferite organe şi ţesuturi sunt trecute în tabelul 8.

Tabelul nr. 8

Valoarea coeficientului respirator la diferite organe şi ţesuturi

Organul	**Valoarea Q_r**
Frunze de la diferite specii bogate în glucide	1
Seminţe de grâu germinate	1
Seminţe de in germinate	0,65
Seminţe de in în curs de maturare	1,22
Fruct maturat de măr	1
Fruct de măr după păstrarea de iarnă	1,5
Fruct întreg de lămâi	1,3
Coajă de lămâie	0,09
Miez de lămâie	2,09
Fruct întreg de mandarin	1,15
Coaja fructului de mandarină	1,01
Miezul fructului de mandarină	2,62

7.2.4. Mecanismul respiraţiei

Respiraţia este un proces complex, care constă dintr-un lanţ de reacţii de oxidare şi reducere.

La plantele superioare, prima fază a respiraţiei aerobe este *glicoliza* anaerobă care reprezintă un ansamblu de reacţii ce decurg fără participarea oxigenuleui moleculer din aer, reacţii prin care glucoza este transformată enzimatic în două molecule de acid

piruvic. În continuare, în aceste condiţii aerobe, fiecare din cele două molecule de acid piruvic este metabolizată în ciclul Krebs până la CO_2 şi H_2O.

Principalele etape ale glicolizei anaerobe, ce se desfăşoară în hialoplasma celulară, sunt:

În prima etapă, glucoza, prin fosforilare sub acţiunea hexochinazei şi cu consum de ATP, trece în 6-fosfoglucoză (esterul Robison), care se transformă în prezenţa fosfoglucomutazei, în 6 – fosfofructoză (esterul Neuberg) şi apoi sub acţiunea fosfohexochinazei, cu consum de ATP, în 1,6- difosfofructoza (esterul Harden-Zong).

În *a două etapă,* 1,6 difosfofructoza este scindată în două molecule triozofosfat şi anume fosfodihidroxiacetonă şi aldehida 3-fosfoglicerică sub acţiunea aldolazei. Aceşti doi produşi pot trece unul în altul sub acţiunea triozofosfatizomerazei.

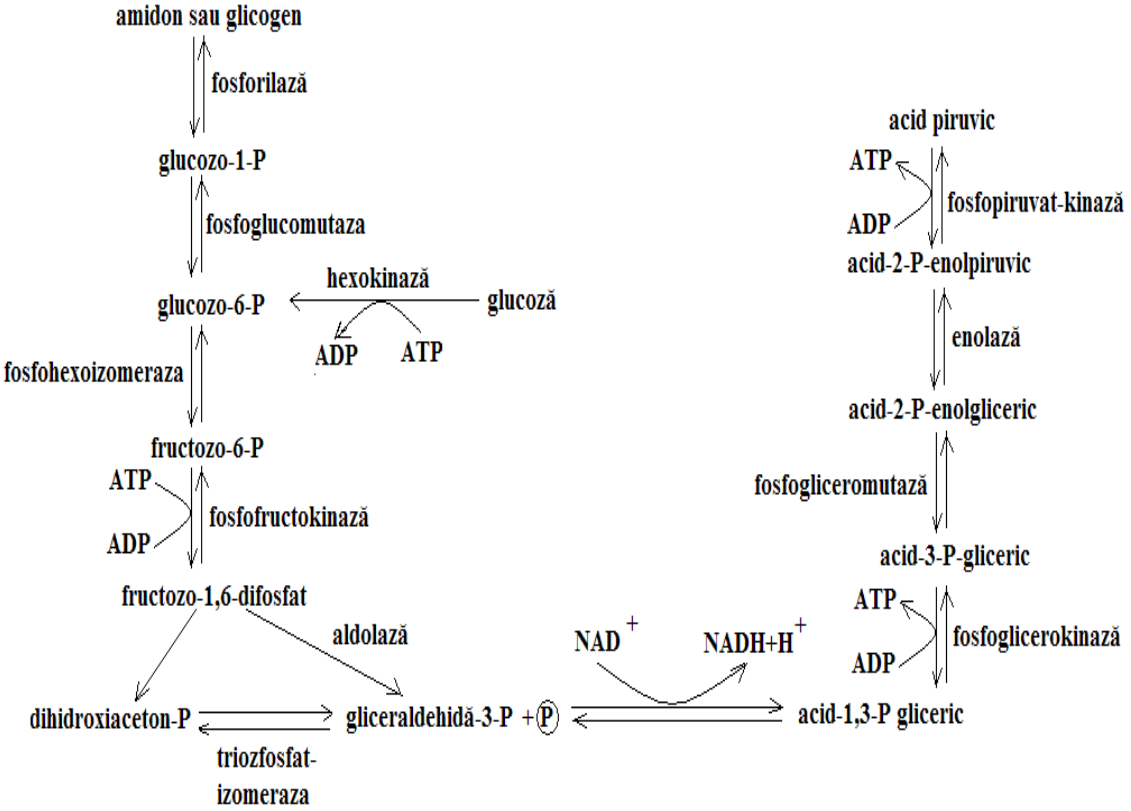


Figura nr. 83 – Etapele succesive ale glicolizei (d. Favard, 1967)

În *a treia etapă*, aldehida 3-fosfoglicerică, sub acţiunea unei dehidraze specifice, prin oxidare, trece în acid 3-fosfogliceric, iar sub acţiunea fosfogliceromutazei, în acid 2-fosfogliceric, cu formare de ATP.

În *etapa a patra,* sub acţiunea enolazei, acidul 2-fosfogliceric este transformat în acid 2-fosfoenolpiruvic, iar acesta sub acţiunea fosfoferazei se transformă în acid enolpiruvic, care apoi, sub acţiunea fosfopiruvatchinazei, trece în acid piruvic. În această etapă se eliberează apă şi se formează ATP, ceea ce constituie cunoscutul proces de fosforilare a substratului.

În glicoliza anaerobă, o moleculă de glucoză formează două molecule de acid piruvic, transformare care este însoţită de sinteza a patru molecule de ATP. Paralel apar unii compuşi ce pot participa la sinteza anumitor aminoacizi; prin dehidrogenarea

acidului fosfogliceric rezultă acidul fosfohidroxipiruvic precursorul serinei, ce intră în constituția altor aminoacizi (triptofan, fenilalanină, tirozină, cisteină, glicocol).

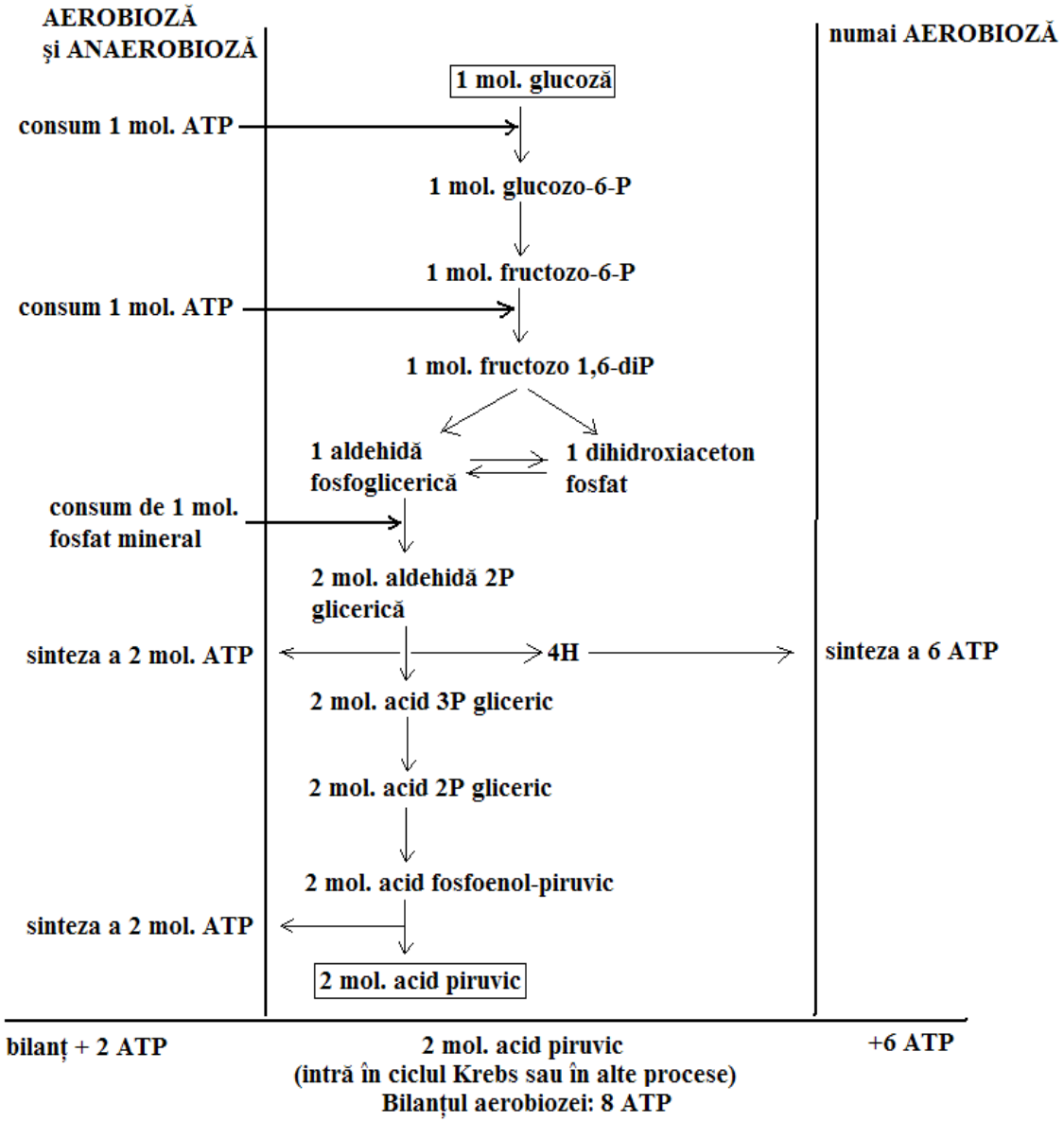


Figura nr. 84 – Bilanțul energetic al glicolizei (d. Binet, 1968)

În anumite condiții anaerobe, acidul piruvic este redus direct în acid lactic, prin intermediul lactat-dehidrogenazei şi al $NADH_2$, format în reacția de oxidare a aldehidei fosfoglicerice în acid fosfogliceric. Alteori, acidul piruvic, sub acțiunea unei carboxilaze (a cărei coenzime este pirofosfatul de tiamină), prin decarboxilare, trece în aldehidă acetică, care este apoi redusă la alcool etilic de către alcooldehidrogenază, situație întâlnită la fructul de măr supramaturat, la țesutul din rădăcina de morcov, sfecla pentru zahăr, porumb etc.

Prin anumite reacții ce alcătuiesc faza aerobă a oxidării celulare, acidul piruvic este descompus, în cadrul ciclului acidului citric, cu participarea oxigenului molecular, în CO_2 + H_2O. La acest ciclu, participă acizi organici cu trei grupări carboxilice (funcții

acide) şi de aceea se numeşte *ciclul acizilor tricarboxilici* sau *ciclul Krebs,* prin care este eliberată cea mai mare cantitate de energie chimică.

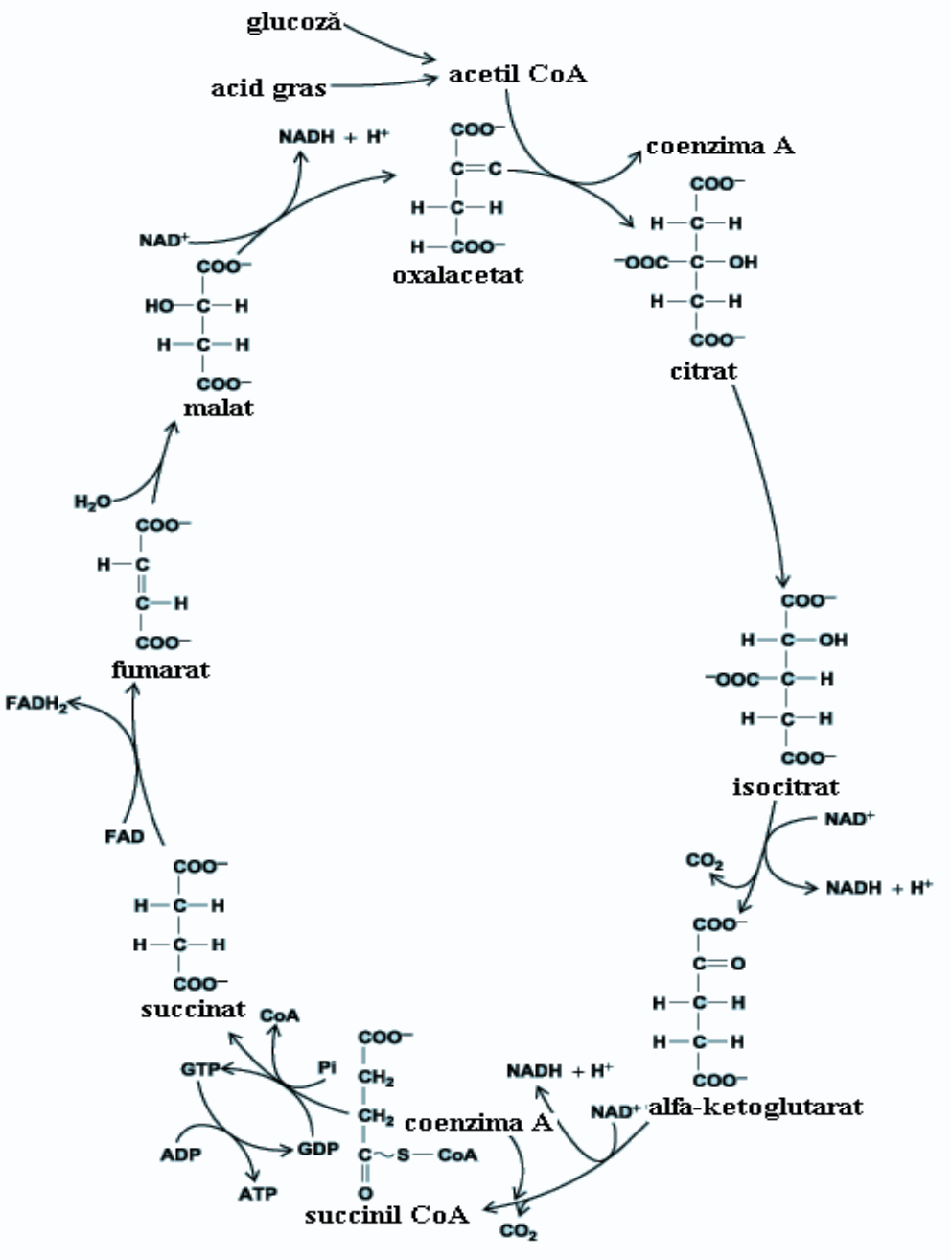


Figura nr. 85 – Etapele ciclului Krebs (d. Binet, 1968)

Fiecare moleculă de acid piruvic, după o decarboxilare oxidativă, trece în radicalul acetil activat şi este fixat de un acceptor, care îl introduce în ciclul Krebs. Potrivit teoriei duble activări, descompunerea acidului piruvic are loc prin dehidrogenare efectuată de enzime specifice (dehidrogenaze), care fixează temporar hidrogenul şi îl transportă pe un acceptor final.

Oxigenul molecular este activat de către citocromi, se combină cu hidrogenul şi formează apă; în acelaşi timp se produce şi desprinderea bioxidului de carbon (decarboxilarea).

Pe măsura dehidrogenării substratului, se eliberează treptat şi energie chimică. Descompunerea aerobă a acidului piruvic în ciclul Krebs se realizează în mitocondrii, unde se află atât enzimele respiratorii specifice, cât şi transportorii de electroni din lanţul respirator. Acidul piruvic este uşor decarboxilat oxidativ, sub acţiunea catalitică a unui complex format din pirofosfat de tiamină, NAD, acid lipoic şi HS. CoA, reacţia fiind exergonică. Rezultă acid acetic, care este activat prin combinare ce HS. CoA, formând acetil-S CoA o substanţă de mare importanţă, care corelează metabolismul glucidic cu cel lipidic şi protidic.

Radicalul acetil, legat la HS. CoA, poate intra în „ moara ciclului citric" , unde este descompus până la CO_2 şi H_2O, sau poate fi utilizat în reacţiile de sinteză reductivă a acizilor graşi, pornind tot de la acetil-S. CoA şi trecând prin malonil-S. CoA

Introducerea radicalului acetil activat prin citratsintetaza din ciclul Krebs se face cu ajutorul acidului oxalilacetic, iar desprinderea hidrogenului de substrat - reacţie exergonică - este operată de către dehidraze, care îl transportă la NAD. În ciclu se eliberează două molecule de CO_2 şi, în final, acidul oxalilacetic se reface. Se formează ATP prin reacţii de fosforilare oxidativă, cuplate cu lanţul citocromilor.

În respiraţia celulară, ciclul Krebs poate fi modificat în anumite ţesuturi în care grăsimile sunt convertite în glucide, parcurgând o cale mai scurtă numită *ciclul acidului glioxilic,* considerat ca o variantă a ciclului Krebs; enzimele izocitriaza şi malatsintetaza sunt prezente în glicoxizomi şi nu în mitocondrii.

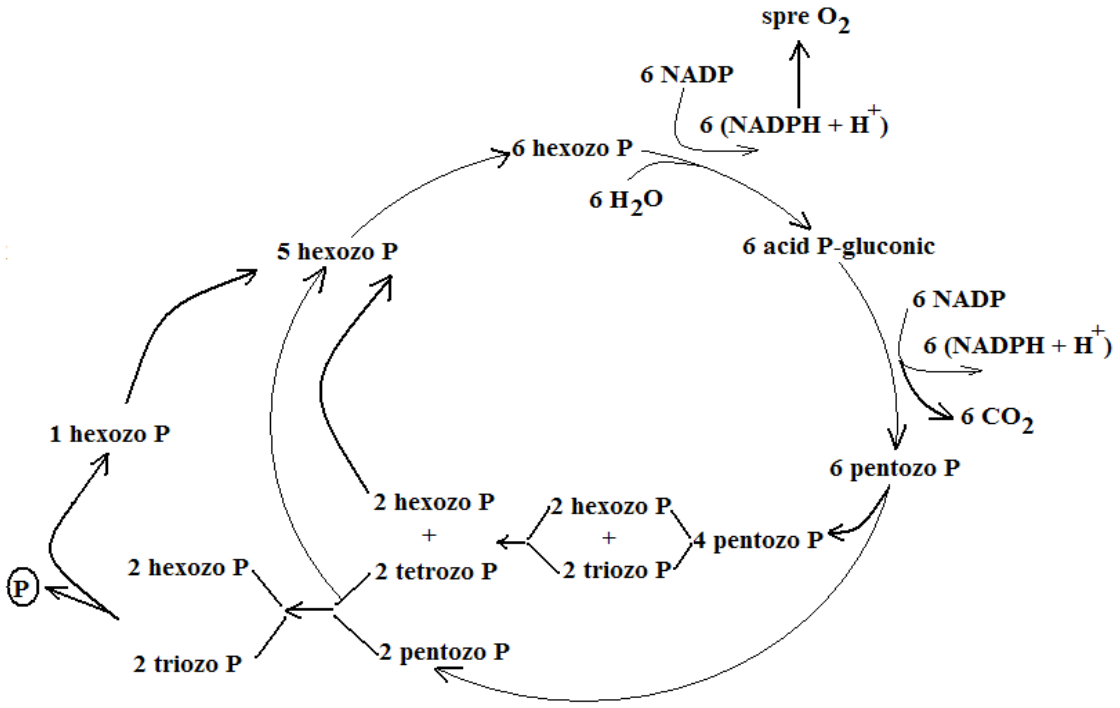


Figura nr. 86 – Ciclul pentozofosfaţilor (d. Binet, 1968)

Izocitritaza catalizează în mod reversibil reacţia: acid izocitric→ acid succinic + acid glioxilic, iar acidul succinic rezultat intră normal în ciclul Krebs. Malatsintetaza intervine în condensarea acetil-coenzimei A cu acidulglioxilic, dând acid malic.

Există şi o altă cale de degradare oxidativă a glucidelor numită calea pentozelor, *ciclul pentozofosfaţilor* sau catena Dickens-Horecker, în care apare acidul gluconic.

În acest ciclu nu se formează ATP, dar ia naştere $NADPH_2$ favorizând unele sinteze de compuşi organici, ca nucleotide, acizi graşi, lipide, steroli, pe calea asigurării metabilitelor necesare. Enzimele necesare reacţiilor acestui ciclu funcţionează în hialoplasmă şi nu în mitocondrii.

Degradarea glucidelor. Molecula de glucoza, alcătuită din 6 atomi de carbon, este descompusă în CO_2 + H_2O, prin glicoliza anaerobă şi ciclul acizilor tricarboxilixi (ciclul Krebs). Hidrogenul desprins de pe substrat, în cantitate de 10 atomi, este legat tranzitoriu de $NADH_2$, apoi se combină cu oxigenul absorbit din atmosferă şi formează apă endogenă, cu eliberare de energie chimică, în cantitate de 52 kcal/mol $NADH_2$, ceea ce denotă că formarea apei este o etapă hotărâtoare a respiraţiei în furnizarea energiei libere.

În respiraţia aerobă a glucidelor se eliberează CO_2, ce furnizează o cantitate redusă de energie utilă, şi se eliberează H_2O, prin reacţii ce au loc numai la sfârşitul lanţului respirator sub acţiunea citocromoxidazei. Cât priveşte formarea ATP în celulele vii, se poate rezuma că aceasta are loc în: fosforilarea fotosintetică în cloroplaste, în desfăşurarea glicolizei anaerobe din hialoplasma celulară (4 ATP), în fosforilarea oxidativă în mitocondrii (30 ATP).

Energia chimică, eliberată în respiraţie pe calea dehidrogenării substratului şi prin oxidarea hidrogenului, este fixată prin legături macroergice create în sinteza ATP şi devine utilizabilă prin hidroliza ATP în ADP + P, sub acţiunea ATP-azei.

ATP furnizează astfel energie chimică necesară diferitelor procese şi fenomene endergonice, ca: sinteza materialelor peretelui celular, sinteza proteinelor de structură şi de rezervă, a lipidelor, a acizilor nucleici şi alte numeroase sinteze. Ea este utilizată la reducerea NO_3^- şi SO_4^{++}, absorbţia şi circulaţia activă a apei şi a substanţelor minerale, la efectuarea diferitelor mişcări la nivelul organelor, mişcări intracelulare, în producerea de căldură, ce se pierde în mediu.

Degradarea lipidelor. Substanţele grase constituie substratul respirator de bază în timpul germinării seminţelor oleaginoase.

Lipidele sunt descompuse hidrolitic în glicerol şi acizi graşi, sub acţiunea lipazei. Glicerolul activat trece în triozofosfat, care în glicoliza anaerobă este oxidat la acid piruvic.

Acizii graşi sunt supuşi unor reacţii de beta-oxidare până la acetil-S-C0A. Oxidarea completă până la CO_2 şi H_2O are loc în continuare în cadrul ciclului Krebs, fapt ce arată că atât lipogeneza cât şi lipoliza sunt fenomene legate strâns de metabolismul glucidelor.

Enzimele care efectuează beta-oxidarea acizilor graşi se află în mitocondrii. În lanţul reacţiilor de beta-oxidare participă la dehidrogenaze cu NAD sau FAD; se formează acetil-S.CoA, se eliberează 4 H^+, ce sunt transportaţi la oxigen prin NAD şi FAD, şi se formează 5 ATP. Radicalul acetil este punctul de plecare în sinteza altor substanţe ca: terpene, steroli, acizi graşi, carotenoide, glucide.

Degradarea substanţelor proteice. Prin hidroliză catalizată de proteaze (proteinaze şi peptidaze), substanţele proteice (proteide, proteine, peptide) trec în aminoacizi, formă sub care pot circula şi se redistribuie în plantă, unde sunt utilizaţi în diferite procese: creşterea embrionului în timpul germinării seminţelor, respiraţie etc. În respiraţie, prin dezaminare oxidativă, anumiţi aminoacizi conduc la formarea acizilor

alfa-cetonici şi beta-cetonici. Acizii alfa-cetonici, ca: piruvic, oxalilacetic şi alfa-cetoglutaric rezultă prin dezaminarea oxidativă a aminoacizilor (alanină, acidul aspartic, acidul glutamic). Acizii beta-cetonici, care rezultă în oxidarea fenilalaninei, izoleucinei, tirozinei, pot participa la sinteza acizilor graşi ori pot intra în catabolismul lipidic. Un rol deosebit de important au aminoacizii cu nucleu benzenic, prin catabolismul cărora rezultă acetil-ScoA, din care, după o serie de transformări, se formează acidul succinic activat, precursor al nucleului pirolic, clorofilei şi citocromilor.

7.2.5. Influenţa factorilor interni şi externi asupra respiraţiei

Intensitatea procesului de respiraţie aerobă este influenţată de numeroşi factori interni şi externi

Dintre *factorii interni* se pot aminti:

Vârsta plantei. La plantele tinere, respiraţia decurge mai intens decât la plantele în vârstă; la frunzele de floarea-soarelui în vârstă de 22 de zile, intensitatea respiraţiei este de 3 mg CO_2 / g s.u./ h, pe când la vârsta de 136 de zile numai 0,08mg CO_2/g s.u./h.

Frunzele de varză în vârstă de 3 zile elimină 3,2 mg/g/h, iar la 70 de zile 0,27 mg CO_2/g/h. La plantele anuale de cultură, variaţia intensităţii respiraţiei este în raport cu vârsta. La fructele cărnoase, tinere, respiraţia este intensă şi scade odată cu creşterea lor în dimensiuni şi cu maturarea.

La fructele unor specii respiraţia se intensifică mult la maturare, mai ales la schimbarea culorii, în fenomenul denumit climaterix; după o anumită perioadă de timp, variabilă cu specia, intensitatea respiraţiei scade şi are loc supramaturarea fructelor. Cu cât respiraţia este mai intensă în faza de maturare a fructului cu atât capacitatea de păstrare este mai limitată. Apar substanţe volatile, de tipul esterilor acizilor acetic, capronic, caprilic, precum şi alcool etilic sau aldehidă acetică, ce influenţează asupra gustului şi aromei fructelor.

Organul şi ţesutul vegetativ. La plantele în stare de viaţă activă, respiraţia este redusă la rădăcină, se intensifică la tulpină şi frunză; cel mai intens decurge respiraţia la flori în cursul deshidratării, îndeosebi la gineceu, cu o intensitate respiratorie mai mare, comparativ cu celelalte componente florale (androceu, petale, sepale), datorită modificărilor metabolice specifice.

Mugurii de păr deschişi respiră de cinci ori mai intens decât mugurii în repaus, iar mugurii de păr terminali respiră mai intens decât cei laterali.

Ţesuturile vegetale active fiziologic se caracterizează prin nivel de intensitate respiratorie mai ridicat, în comparaţie cu ţesuturile slab active fiziologic. Meristemele apicale (primare) şi meristemele cu poziţie laterală (secundare- cambiul şi felogenul) respiră mai intens decât parenchimurile.

Celulele liberiene respiră mai intens decât parenchimul liberian, mai slab cele din parenchimul medular şi de depozitare.

Seminţele, tulpinile subterane, rădăcinile tuberizate, aflate în repaus respiră cu o intensitate foarte scăzută faţă de aceleaşi organe în stare de viaţă activă, datorită conţinutului redus de apă, activităţii enzimatice reduse, temperaturii scăzute şi acumulării inhibitorilor.

Semințele tinere, în formare, respiră intens, dar pe măsura maturării, nivelul respirației se reduce la minimum, se menține foarte scăzut pe toată durata repausului şi sporeşte considerabil în timpul germinării semințelor.

La ramurile plantelor lemnoase şi la cerealele de toamnă, intensitatea respirației în timpul iernii constituie un indice fiziologic de rezistență la ger, cunoscând că dacă organul este rezistent cantitatea de CO_2 este minimă. De asemenea, respirația este un indice sensibil al activității fiziologice şi poate servi ca indicator al acțiunii toxice a diferitelor substanțe folosite în tratamentele aplicate la plante.

Exemple privind intensitatea respirației la diferite organe şi țesuturi sunt prezente în tabelul 9.

Tabelul nr. 9

Intensitatea respirației la diferite plante

Planta	Intensitatea respirației
Frunze de trifoi roşu la 20^0C	27,2 cm^3 CO_2/ zi/g s. uscată
Semințe germinate de salată	82,5 cm^3 CO_2/ zi/g s. uscată
Radicele în curs de creştere	40-80 cm^3 CO_2/ zi/g s. uscată
Muguri în curs de deschidere	36-65 cm^3 CO_2/ zi/g s. uscată
Semințe în curs de germinare	60-120 cm^3 CO_2/ zi/g s. uscată
Miceliu de Aspergillus niger	1800 cm^3 CO_2/ zi/g s. uscată

Cantitatea de rezerve organice. Cantitatea de substanțe organice de rezervă ce urmează a fi folosite ca substrat oxidativ joacă un rol însemnat asupra intensității respirației.

Frunzele etiolate, care nu pot sintetiza glucide la lumină din lipsă de pigmenți asimilatori, nu dispun de rezerve de substanțe organice şi, ca urmare, au respirația foarte redusă.

Activatorii şi inhibitorii enzimelor respiratorii. Unele substanțe minerale nutritive, prezente în celulele vii în concentrații mici, intensifică activitatea enzimelor respiratorii şi măresc intensitatea respirației celulare. Astfel sunt: fierul, cuprul, manganul, zincul, cobaltul, cu rol de coenzime.

Fosforul măreşte intensitatea respirației, prin stimularea sintezei unor transportori de hidrogen (dehidrazele), iar potasiul favorizează activitatea enzimatică prin radiațiile emise de atomii radioactivi prezenți împreună cu atomii de potasiu neradioactivi, sporind respirația.

În opoziție cu acțiunea activatorilor, se constată acțiunea unor inhibitori ai enzimelor respiratorii, care conduc la micşorarea intensității respirației. Pe măsură ce se acumulează acizi organici şi CO_2 în celulă este inhibată activitatea enzimelor respiratorii şi intensitatea procesului scade.

Acidul cianhidric, care rezultă prin hidroliza amigdalinei în timpul germinării semințelor la *Rosaceae*, inhibă activitatea enzimelor şi pe această cale determină scăderea intensității respirației.

Oxidul de carbon acţionează prin blocarea activităţii unor enzime ale respiraţiei (citocromoxidaza sau fenomenul respirator a lui Warburg), decuplează respiraţia de fosforilarea oxidativă, iar consumul de substrat respirator devine ineficace.

Respiraţia este inhibată de 2,4-dinitrifenol, acidul monoiodacetic, clorura de natriu şi alţi compuşi ce se pot acumula în celule.

Conţinutul în apă al celulelor. Are un rol important în mersul respiraţiei. Când conţinutul în apă din seminţe este sub cel al umidităţii critice de păstrare timp îndelungat (7-8% apă la seminţele grase, 12-14% apă la seminţele amidonoase), respiraţia are o intensitate extrem de redusă, deoarece apa din celule este puternic legată de biocoloizii hidrofili ai protoplasmei, iar apa liberă este în cantitate insuficientă.când conţinutul în apă liberă al seminţelor se măreşte şi depăşeşte umiditatea critică cu 4-6% respiraţia se intensifică, deoarece se asigură mediul apos necesar dispersiei coloizilor, activitatea enzimatică hidrolitică şi oxidativă intensă. Respiraţia frunzelor nu depinde atât de strâns de variaţiile mici ale conţinutului în apă ca la seminţe.

Excesul de umiditate la seminţe determină reducerea intensităţii respiraşiei, pentru că aprovizionarea celulelor cu oxigenul necesar respiraţiei aerobe devine insuficientă.

Cunoaşterea influenţei conţinutului în apă al seminţelor asupra intensităţii respiraţiei este importantă atât la păstrarea lor în depozite, cât şi în asigurarea umidităţii necesare germinării seminţelor în sol.

Starea sanitară a plantei. Determină modificări importante ale intensităţii respiraţiei. La plantele bolnave, în anumite etape ale evoluţiei bolii, intensitatea respiraţiei este mult mai ridicată decât la plantele sănătoase, datorită activării sistemelor enzimatice.

În cazul bolilor produse de ciuperci parazite (micoze) este intensificată activitatea fenoloxidazelor, peroxidazelor şi a citocromoxidazelor. La frunzele de tutun, infecţia cu virusuri determină creşterea activităţii fosfatazelor şi fenoloxidazelor. La cartof, infecţia plantei cu agentul patogen al manei (*Phytophthora infestans*) intensifică activitatea glucozo-6-fosfatdehidrogenazei, ca dealtfel întreaga activitate enzimatică celulară. În respiraţia plantelor de cartof bolnave de mană predomină ciclul pentozofosfaţilor.

La plantele bolnave, modificarea intensităţii respiraţiei este determinată şi de toxinele elaborate de agentul patogen, fapt demonstrat experimental cu extract obţinut din specii diferite de *Fusarium*, care, aplicat la plantele de bumbac neinfectat, produce absorbţia mai intensă a oxigenului molecular şi măreşte ritmul respirator.

Prin decuplarea respiraţiei care decurge normal, de sinteza ATP, adică fosforilarea oxidativă, care este împiedicată, se acumulează atât radical fosfat cât şi acceptorul său, ceea ce determină un schimb de gaze patologic. În cazul infecţiilor cu agenţi patogeni, la intensificarea procesului de respiraţie contribuie şi paraziţii prin respiraţia lor proprie mai ridicată.

Traumatismele, sfâşierea mecanică a ţesuturilor, înţepăturile provocate de insecte intensifică respiraţia; prin secţionarea tuberculilor de cartof respiraţia se intensifică de patru ori.

Ritmul crescut al respiraţiei în urma rănilor durează timp de 6-9 zile, interval în care are loc cicatrizarea, prin formarea unui ţesut de calusare, după care procesul revine la normal. La locul traumatizat, respiraţia se intensifică, prin accesul sporit al oxigenului şi prin ridicarea temperaturii.

Factorii externi care influenţează respiraţia sunt:

Temperatura mediului. Temperatura are o influenţă puternică asupra intensităţii respiraţiei. În cursul perioadei de repaus, la plantele perene ierbacee şi lemnoase respiraţia decurge şi la temperaturi negative sub 0^0.

La grâu de toamnă, în timpul iernii, respiraţia începe la temperaturi negative până la – 4, -7^0C, la *Laurocerassus* la – 6^0C, iar la alte plante poate fi găsit un schimb de gaze respirator la temperaturi şi mai coborâte: *Picea excelsa* până la – 35^0C, *Juniperus communis* până la -30^0C, -40^0C, unii licheni (*Cladonia*, *Evernia*) până la -27^0, - 37^0C, iar unele plante alpine până la -17^0C (tabelul 10). La temperaturi mai scăzute respiraţia este blocată, iar plantele trec în stare de anaerobioză.

Tabelul nr. 10

Temperaturi negative până la care are loc respiraţia iarna

Picea excelsa -35^0C	Plante alpine -17^0C
Juniperus communis -30, -40^0C	Laurocerasus – 6^0C
Licheni (Cladonia, Evernia)-27, -37^0C	Grâu de toamnă -4, -7^0C

La frunzele aciculare de pin, comparativ cu temperatura de -12^0C, intensitatea respiraţiei se măreşte de 25 ori la temperatura de 0^0C.

Lumina. Respiraţia este influenţată în mod indirect de către lumină: pe calea sporirii gradului de temperatură, pe calea furnizării substratului respirator, ce are originea în reaţiile de fotosinteză la nivelul frunzelor pe calea intensificării schimbului gazos respirator prin stomate. Acestea se deschid la lumină prin mişcări fotoactive, mai sensibile la lumină fiind stomatele de la plantele cu fotosinteză de tip C_3, la care formarea glucidelor urmează calea ciclului clasic Calvin.

Fotorespiraţia, proces fiziologic sensibil la lumină, care constă în degajarea de CO_2 la lumină, este specifică plantelor de tip C_3 din zonele temperate şi are valori mai mari decât respiraţia la întuneric.

Fotorespiraţia este absentă la plantele cu fotosinteză de tip C_4 a acizilor dicarboxilici (catena Hatch-Slack), la plantele din zona tropicală şi din zonele aride îndeosebi ierburi.

Fotorespiraţia are ca substrat acidul fosfoglicolic, care este sintetizat în cloroplaste prin oxidarea ribulozodifosfatului, ce serveşte şi ca acceptor iniţial de CO_2 în ciclul clasic Calvin şi decurge la lumină concomitent cu fixarea fotosintetică a CO_2.

Umiditatea din sol şi din aer. Exercită o influenţă evidentă asupra respiraţiei plantelor. La un conţinut ridicat de apă al solului, respiraţia aerobă a rădăcinii este mult încetinită, deoarece excesul apei determină reducerea cantităţii de oxigen din sol, iar respiraţia aerobă devine predominant respiraţia anaerobă. În asemenea condiţii, scade activitatea funcţională a rădăcinii în absorbţia substanţelor minerale şi a apei.

În condiţii de insuficienţă a apei în sol, respiraţia rădăcinilor mai ales a frunzelor este intensificată, dar energia chimică eliberată în respiraţie este ineficient utilizată în absorbţia apei şi a substanţelor minerale, datorită deficitului de apă accesibilă din sol. Intensificarea respiraţiei este mai accentuată atunci când umiditatea scăzută din sol se asociază cu umiditatea scăzută din aer, îndeosebi la nivelul frunzelor.

Umiditatea ridicată a aerului determină scăderea intensității respirației la nivelul frunzelor, prin închiderea hidropasivă a stomatelor şi deci scăderea schimbului gazos respirator.

Concentrația în oxigen şi bioxid de carbon din mediu. Influențează puternic asupra intensității respirației. La concentrații de peste 10%, respirația rădăcinii decurge aerob intens; la 5% O_2 vârfurile de rădăcini respiră cu intensitate de două ori mai redusă decât la 20%; la concentrații mai mici de 3%, oxigenul devine cu totul insuficient, iar rădăcinile respiră numai anaerob.

Scăderea concentrației oxigenului din atmosfera solului se datorește consumului permanent a acestuia în respirația rădăcinilor şi microorganismelor. Paralel există tendința de sporire a concentrației de bioxid de carbon în atmosfera solului, ca urmare a degajării sale în respirația rădăcinilor şi microorganismelor din sol.

Scăderea concentrației de oxigen şi creşterea celei de bioxid de carbon evoluează rapid în solurile grele, tasate, nelucrate timp îndelungat, şi în solurile acoperite cu o crustă de asfalt.

În condiții de inudare, unele curcubitacee, precum cartoful, fasolea, vişinul, *Liriodendron* etc. nu rezistă şi pier, deoarece predomină respirația anaerobă, ineficientă din punct de vedere energetic.

Concentrația în bioxid de carbon din atmosfera solurilor grele, tasate, nestructurate sau cu umiditate în exces, influențează mult respirația rădăcinilor. Ca produs al activității respiratorii a rădăcinilor şi microorganismelor din sol, creşterea concentrației în bioxid de carbon până la 3-5% nu afectează respirația aerobă, dar peste această concentrație poate fi oprită, datorită efectului toxic al CO_2.

Unele substanțe minerale din sol. O serie de substanțe, ca: nitrații, sulfații, sărurile de amoniu şi de potasiu, după absobția lor din sol, stimulează respirația atât pe calea transportului de electroni, cât şi pe calea unor procese de sinteză care suferă modificări.

Astfel, ionul amoniu participă la sinteza glutaminei când ia naştere NAD (nicotinamidadenindinucleotid), cu rol în transportul de electroni; ionul de potasiu favorizează menținerea structurii mitocondriilor unde raporturile ionice stimulează sinteza ATP; sulfatul face parte din molecula coenzimei A (HS_CoA); fierul se găseşte în molecula citocromilor.

Atât coenzima A cât şi citocromii sunt enzime respiratorii foarte importante, cu rol în intensificarea procesului de respirație. În plus, s-a demonstrat că prezența fosforului, clorului şi a altor elemente în soluția nutritivă determină intensificarea respirației; în cantitate supraoptimală aceste elemente exercită acțiuni toxice asupra celulelor vii şi provoacă scăderea intensității respirației.

Acțiunea unor substanțe chimice. Numeroase substanțe chimice (erbicide, insecticide, fungicide, anumiți inhibitori şi îngrăşăminte folosite în agricultură) exercită influențe variate asupra respirației diferitelor organe ale plantelor, funcție de specia de plantă, de faza de vegetație şi de condițiile de mediu.

Unele dintre acestea stimulează respirația, pe când altele din contră o reduc. O parte din uleiurile naftenice care se aplică în combaterea insectelor, modifică diferit respirația frunzelor şi ramurilor la plantele lemnoase, în raport cu factorii menționați: vârsta, starea țesuturilor, calitatea uleiului folosit.

Uleiurile de hidrocarburi au intensificat respiraţia mai mult la frunzele tinere, comparativ cu cele bătrâne, când sunt aplicate pe faţa inferioară a limbului frunzelor, cu cuticula mai subţire

Sub influenţa îngrăşămintelor şi a unor compuşi de tipul clordanului respiraţia rădăcinilor este sporită la toate speciile, în timp ce spergonul şi tiozanul la unele specii măresc intensitatea respiraţiei rădăcinilor, la altele o reduc; la fel acţionează biocidele calomelul, stoddardul.

Nu trebuie neglijată acţiunea inhibitoare asupra enzimelor respiratorii, exercitată de unele substanţe, ca: azide, ceanide, fluoruri, malonaţi, iodoacetaţi dietilditiocarbamaţi, care reduc intensitatea respiraţiei.

7.3. Respiraţia anaerobă

Respiraţia anaerobă este tipul de respiraţie care decurge în absenţa oxigenului molecular din atmosferă. Specifică unor plante inferioare anaerobionte (unele bacterii şi ciuperci), ea se întâlneşte şi la unele organe vegetative de la plantele superioare, bogate în rezerve glucidice (rădăcinile tuberizate de sfeclă pentru zahăr, tuberculi de cartof, celulele vii situate în profunzime la fructe, tulpini).

La plantele superioare, respiraţia anaerobă poate fi uşor pusă în evidenţă, atât la organe vegetative, cât şi la seminţele în curs de germinare aflate în lipsă de oxigen. În funcţie de specie şi organ, de durata de timp şi de procentul de oxigen, se formează alcool etilic, acid lactic, bioxid de carbon etc.

Respiraţia anaerobă la plantele inferioare, obligate sau facultativ anaerobe, este cunoscută sub denumirea de *fermentaţie*. La multe plante, inclusiv la drojdii, principalul produs care rezultă în respiraţia anaerobă este alcoolul etilic; la alte ciuperci şi bacterii rezultă diferiţi produşi de fermentaţie (acidul lactic, acidul butiric), în funcţie de care se disting: fermentaţia alcoolică, fermentaţia lactică, fermentaţia butirică.

7.3.1. Mecanismul fermentaţiei

Ecuaţia sumară care exprimă respiraţia anaerobă la plantele superioare, precum şi fermentaţia alcoolică la drojdii este:

$$C_6H_{12}O_6 \rightarrow 2\ CH_3 \cdot CH_2OH + 2\ CO_2 + E\ (28{,}5\ Kcal)$$

În general, în anaerobioză, consumul de glucoză este mult mai ridicat decât în aerobioză, dar cantitatea de energie chimică eliberată este redusă (16-30 Kcal) şi nu rezultă apă endogenă.

După cum se vede din ecuaţia globală, în respiraţia anaerobă substratul respirator de bază este tot glucoza. În afară de glucoză, în fermentaţie mai pot fi utilizate, ca substrat fermentescibil, fructoza, manoza, mai rar galactoza. Pentozele şi glucidele complexe nu sunt fermentescibile după ce sunt solubilizate hidrolitic pe cale enzimatică, trecând în glucide simple.

În respirația anaerobă, degradarea substanțelor organice se realizează incomplet, fără participarea oxigenului din atmosferă, prin reacții de dehidrogenare, ducând la formarea unor produşi intermediari (alcooli, acizi, aldehide, etilenă etc.), care înglobează în molecula lor cea mai mare parte din energia potențială.

Procesul de fermentație se caracterizează prin reacții de oxidoreducere în care acceptorii finali de electroni sunt compuşi organici

Plantele superioare puse în condiții de anaerobioză rezistă un anumit timp la asfixie, prin trecerea la respirația intramoleculară, care constă în degradarea glucidelor în lipsa oxigenului molecular, proces ce poate să apară la fructele supramaturate, țesuturi profunde şi rădăcini inundate.

În respirația intramoleculară rezultă produşi similari, ca şi în fermentația alcoolică. Acest subtip de respirație decurge cu intensitate maximă la 40^0C şi se deosebeşte de fermentații prin aceea că enzimele care participă în reacții se află în însăşi celulele țesutului respectiv şi nu sunt secretate de forme externe (microorganisme).

Între respirația aerobă şi anaerobă există o legătură de geneză, care s-a stabilit în evoluția organismelor vii. Primele forme care au apărut pe pământ au avut o respirație anaerobă. Apariția plantelor verzi, capabile să efectueze fotosinteză, a avut ca efect îmbogățirea atmosferei în O_2 şi prin aceasta a determinat adaptarea organismelor la tipul de respirație aerobă.

Respirația este un proces care se realizează în trei faze:

- în prima faza are loc trecerea hexozelor în formă activă cu ajutorul acidului fosforic şi a enzimei fosfataza;
- faza a doua se caracterizează prin descompunerea dezmolitică a hexozelor activate, cu formarea de produşi intermediari instabili (aldehida glicerică, acidul piruvic etc.) prin intermediul enzimelor cu acțiune dezmolizantă;
- a treia fază constă în oxidarea în prezența oxigenului din aer a produşilor intermediari cu ajutorul enzimelor oxidante (respirație aerobă sau în mediul anaerob (fermentație).

7.3.2. Tipurile de fermentație

Fermentațiile se realizează în condiții de anaerobioză, iar organismele respective poartă denumirea de *anaerobionte.* Acestea se pot împărți în două grupe mari: anaerobionte facultative, care pot realiza ambele tipuri de respirație şi anaerobionte obligate, care nu necesită oxigen molecular atmosferic pentru respirație, oxigenul acționând chiar toxic.

L. Pasteur are meritul de a fi lămurit mecanismul fermentației la microorganisme, pe care l-a denumit ,, viață fără aer".

După produşii finali rezultați se cunosc mai multe tipuri de fermentație şi anume: alcoolică, lactică, propionică, butirică, acetică etc.

Fermentația alcoolică. Este caracteristică ciupercii *Saccharomyces,* care fermentează glucoza cu producere de alcool etilic şi degajare de CO_2. Ciuperca poate fermenta şi manoza, iar zaharoza, maltoza sunt descompuse în prealabil în monoglucide. Unele ciuperci ce aparțin genului *Mucor, Rhisopus, Penicillium şi Aspergillus* sunt de asemenea, capabile să producă fermentație alcoolică. Procesul fermentației alcoolice se poate exprima prin ecuația lui Gay Lussac:

$$1 \text{ mol } C_6H_{12}O_6 \rightarrow 2 \text{ mol } CH_3\_ CH_2OH + 2 \text{ mol } CO_2 + 25 \text{ Kcal}$$

În mecanismul procesului de fermentație alcoolică se pot distinge 5 etape:

1) În celula de drojdie de bere, glucoza se transformă pe cale enzimatică, trecând prin mai multe reacții chimice în glucide fosforilate. În prezența fosfatului anorganic şi a enzimei hexochinaza, din glucoză se formează 1-fosfoglucoză (esterul lui Cori) care, sub acțiunea fosfoglucomutazei, se transformă în 6-fosfoglucoză (esterul lui Robison). În continuare, prin reacția de fosforilare şi sub acțiunea hexochinazei se obține 1,6-difosfofructoza (esterul lui Harden-Young).

Figura nr. 87 - Prima etapă a fermentației alcoolice (fosforilarea şi izomerizarea glucozei)

ATP

Glucoză 1- Fosfoglucoză 6- Fosfoglucoză

hexochinaza Fosfoglucomutaza

ADP

ATP

1,6 -Difosfofructoză

Hexochinaza

ADP

2) Prin depolimerizare, în prezența aldolazei, esterul Harden-Young trece în esteri fosforici de trioze (3-fosfodihidroxiacetona şi aldehida 3-fosfoglicerică . Cele două molecule de fosfattrioze pot fi transformate una în alta, într-un proces reversibil, în care fosfotriozofosfatizomeraza intervine catalitic, pentru a asigura un echilibru între trioze.

Figura nr. 88 - Etapa a doua a fermentației alcoolice (formarea triozelor fosforilate)

1,6-Difoafofructoza Aldehida 3- fosfoglicerică

Aldolaza

3) Moleculele de fosfattrioze se transformă prin oxidoreducere (reacția lui Cannizaro), cu formare de acid 3-fosfogliceric şi fosfatglicerină (fig.91) . Reacția este catalizată de o dehidrază capabilă să ia hidrogenul prin dehidrogenare şi să-l cedeze pe alte combinații chimice. Activitatea dehidrazei este legată de acțiunea unei coenzime, o nucleotidă cristalizabilă numită codehidrază. În etapa a treia apare glicerina, ca produs secundar în fermentația alcoolică.

Figura nr. 89 - Etapa a treia a fermentației alcoolice (formarea acidului gliceric şi a glicerinei)

H_2O

Aldehida + 3-Fosfodioxiacetonă Acid 3- fosfogliceric +

3- fosfoglicerică Oxidoreductaza

Fosfoglicerol

4) Prin esterificarea intramoleculară a acidului 3-fosfogliceric, sub acţiunea reversibilă a triozomutazei, se formează acidul 2-fosfogliceric. Sub acţiunea enolazei se ajunge la acidul 2-fosfoenolpiruvic, care, prin defosaforilare, trece în acid enolpiruvic şi apoi în acid piruvic. Prin intervenţia carboxilazei, acidul piruvic se decarboxilează şi trece în aldehidă acetică.

Figura nr. 90 - Etapa a patra a fermentaţiei alcoolice (formarea aldehidei acetice)

Acid 3-fosfogliceric acid 2-fosfogliceric acid 2-fosfo-

triozomutaza Enolaza

enolpiruvic

glucoza + acid 2-fosoenolpiruvic 1,6-difosfofructoza + acid enolpiruvic

acid enolpiruvic acid piruvic aldehidă acetică

carboxilaza

CO_2

5) În ultima faza a fermentaţiei alcoolice are loc reacţia lui Cannizaro în care aldehido-reductaza cuplează aldehida 3-fosfo-glicerică cu aldehida acetică ducând la formarea alcoolului etilic şi a acidului 3-fosfogliceric.

Figura nr. 91 - Etapa a cincea a fermentaţiei alcoolice (formarea alcoolului etilic)

H_2O

Aldehida 3-fosfoglicerică + aldehida acetică aldehidoreductaza acid 3-fosfogliceric + alcool etilic.

Fermentaţia alcoolică netipică mai poate fi produsă şi de unele bacterii: *Pseudomonas Lindneri, Bacillus macerans, B. Granulobacter pectinovorum, Escherichia coli etc.* Aceste bacterii pot fermenta pentoze, hexoze şi diglucide, într-o fermentaţie mixtă, în care, pe lângă alcoolul etilic şi bioxid de carbon, se mai formează acetonă, acid lactic şi acid acetic.

Fermentaţia lactică. Constă din descompunerea moleculelor de lactoză, rezultând acid lactic cu eliberare de energie. Este specifică pentru bacteriile lactice (*Streptococcus lactis, leuconoctoc citovorum, L. Dextranicum, L. Mesenteroides, Lactobacillus bulgaricus, L. Delbrüccki, L. Casei, Aerobacter aerogenes*), precum şi pentru unele ciuperci ca *Mucor* şi *Rhisopus*.

Fermentaţia lactică se realizează printr-un lanţ de reacţii asemănătoare cu cele care au loc în fermentaţia alcoolică, până la acidul piruvic. În continuare, la fermentaţia lactică, acidul piruvic este supus acţiunii codehidrazei şi se reduce direct, cu formarea de acid lactic.

Fermentaţia lactică are loc în tuberculii de cartof, atunci când sunt ţinuţi într-o atmosferă de azot. După o perioadă mai lungă de timp, formarea acidului lactic se diminuează, în schimb se produce alcool etilic şi bioxid de carbon.

Acidul lactic este prezent în unele seminţe pe cale de germinaţie.

Fermentaţia propionică. Este considerată o continuare a fermentaţiei lactice; acidul piruvic, format în glicoliză, se transformă prin decarboxilare în acid oxalilacetic, care prin hidrogenare suferă o reducere la acid succinic, iar acesta prin decarboxilare dă naştere la acid propionic. Printre produsele finale ale fermentaţiei propionice sunt prezente şi acidul acetic, bioxidul de carbon şi apa.

$$3\ C_6H_{12}O_6 \rightarrow 4\ CH_3\_COOH + 2\ CH_3\_COOH + 2\ CO_2 + 2\ H_2O + \text{energie}$$

Hexoză acid propionic acid acetic

Bacteriile butirice sunt foarte răspândite în îngrăşămintele naturale, în lapte, caşcavaluri. Ele aparţin genurilor *Clostridium (C. Pasteurianum)*şi *Granulobacter (G. Butyricum, G. pectinovorum).*

Fermentaţia butirică se desfăşoară după un lanţ de reacţii, în care apar ca produşi intermediari: hidrat de metil-glioxal, aldehida acetică, acid formic, alcool, ducând, în final, la acid butiric + CO_2+ H_2.

O parte a acidului butiric se combină cu hidrogenul eliberat din acidul formic şi se transformă în alcool butiric. Pe lângă aceşti produşi, în fermentaţia butirică se mai formează în cantităţi mici, alcool etilic, acetonă, alcool izopropilic.

În natură, fermentaţia butirică are loc la *descompunerea anaerobă a celulozei şi a substanţelor pectice*.

Cercetările au arătat că la degradarea anaerobă a celulozei participă două bacterii: *Bacillus celulosae hydrogenicus,* care în procesul fermentaţiei produce hidrogen şi *Bacillus celulosae methanycus,* care dă naştere la metan. În acest proces participă şi *Clostridium termosellum,* facultativ anaerob, care fermentează celuloza la 60-65^{0}C, dând naştere la acizi volatili, cu predominarea acidului acetic şi a alcoolului etilic. Această bacterie s-a izolat din gunoiul de grajd de la cabaline.

În prezent se admite că şi degradarea celulozei se datoreşte unui proces de fermentaţie aceto-butirică, cu formare de CO_2 şi H_2; metanul ia naştere la sfârşitul procesului fermentativ.

Bacteriile care participă la procesul fermentativ al celulozei, sunt rase ale aceleiaşi specii, cu sisteme enzimatice asemănătoare. Una prezintă o enzimă în plus de reducere a CO_2 sau de decarboxilare a acidului acetic. După părerea specialiştilor, degradarea fermentativă a celulozei constă dintr-un singur mecanism chimic, care se desfăşoară în etape succesive.

Prin hidrolizarea enzimatică a celulozei, cu participarea bacteriilor metanice şi hidrogenice, rezultă glucoză, care trece în acid piruvic şi aldehidă acetică. În continuare, prin condensarea aldolică şi oxidoreducerea aldehidei acetice se formează acid butiric, acid acetic şi alcool etilic. Prin activitatea bacteriei metanice, într-un proces fermentativ secundar, are loc formarea metanului, ca urmare a decarboxilării acidului acetic şi a reducerii CO_2

Celuloza, amidonul şi alte poliglucide din sol sau din gunoiul de grajd, sub acţiunea unor bacterii (*Clostridium* etc.), sunt degradate şi prin fermentaţie acetopropionică, după o prealabilă hidroliză. Aceasta este considerată ca o conjugare a două procese fermentative mai simple (fermentaţia lactică şi acetohidrogenică). Acidul lactic se formează pe seama acidului piruvic, rezultat în etapa de degradare a glucidului şi devine acceptor al hidrogenului format în fermentaţia acetohidrogenică, reducându-se la acid propionic.

Degradarea amidonului. În sol amidonul este degradat hidrolitic într-un proces ce depinde de gradul de aerisire, umiditate şi temperatură a solului. La temperatura solului de peste 30^0C, intervin bacteriile anaerobe de tipul *Clostridium*.

Sub acţiunea microorganismelor din sol, degradarea amidonului include trecerea în acid piruvic, aldehidă acetică şi este dusă până la formarea de alcool etilic şi acizi organici.

Mecanismul chimic al procesului de fermentaţie acetopropionică se poate reprezenta schematic prin ecuaţia:

$$2\ C_6H_{12}O_6 + H_2O \rightarrow 2\ CH_3CH_2\_COOH + CH_3\cdot COOH + CH_3\cdot CH_2OH + 2\ CO_2 + 2H_2O$$

Glucoză Acid propionic Acid acetic Alcool etilic

Microorganismele amilolitice din sol dispun de un sistem enzimatic în care sunt prezente enzimele de decarboxilare şi de oxidoreducere. Solul conţine şi bacterii anaerobe care participă în degradarea fermentativă a unor substanţe organice (acidul lactic, glicerol, manitol), cu formare de acid butiric. Bacteriile butirice care intervin în degradarea acestor substanţe sunt anaerobe obligatoriu şi se dezvoltă bine când cantitatea de oxigen atmosferic nu depăşeşte 20.30 miligrame la litru.

Fermentaţia butirică este produsă de *Clostridium sacharobutyricum,* care, în procesul de degradare, formează acid butiric şi mici cantităţi de acid acetic, CO_2 şi H_2.

Degradarea hemicelulozelor. În sol, hemicelulozele, rezultate din resturile vegetale, sunt supuse degradării, sub acţiunea unor bacili sporulaţi şi nesporulaţi. Ca produşi ai degradării hemicelulozei rezultă manani, arabani, xilani şi acizi uronici. Dintre aceştia, acizii uronici sunt mai greu fermentaţi. Din fermentaţia hemicelulozei rezultă acid butiric.

Degradarea substanţelor pectice. Substanţele pectice sunt prezente în lamela mediană din fibrele de in şi cânepă, în ţesutul lemnos etc. În cantităţi mai mari (50%) se găsesc în fructele cărnoase, în rădăcinile plantelor etc. Odată cu resturile vegetale, substanţele pectice ajung în sol, unde sunt supuse unui proces de degradare hidrolitică, sub acţiunea microorganismelor anaerobe.

Microorganismele (*Clostridium felsineum, Granulobacter pectinovorum*) determină degradarea hidrolitică a pectinei şi apoi fermentaţia butirică a galactozei şi arabinozei:

$$C_6H_{12}O_6 \rightarrow CH_3\_CH_2\_COOH + 2\ CO_2 + 2\ H_2$$

Glucoză Acid butiric

$$C_5H_{10}O_5 \rightarrow CH_3\_CH_2\_CH_2\_COOH + CO_2 + H_2O.$$

Arabinoză

Fermentaţia butirică are loc în solurile mlăştinoase, pe fundul bălţilor, în nămolul bazinelor cu apă, în orizonturile inferioare ale solului.

Fermentaţia acetonobutirică şi acetonoetilică. Sunt alte tipuri de fermentaţii a substanţelor glucidice, în condiţii de anaerobioză. Procesul are loc sub acţiunea bacteriei *Clostridium acetono-butylicum*, cu producere de alcool butiric, acetonă, alcool etilic, CO_2, H_2 şi alte substanţe în cantităţi mai mici, ca acetil-metilcarbinol şi alcool izopropilic. Bacteriile acţionează atât în mediul neutru, cât şi în mediu acid.

Acest tip de fermentaţie este înrudit cu fermentaţia butirică, însă aldehida acetică, rezultată prin degradarea glucidelor, duce la formarea aldolului, care, prin dismutaţie, poate da naştere unei molecule de alcool oxibutiric şi unei molecule de acid oxibutiric. Prin oxidoreducere, substanţele trec una în alcool butiric, alta în acid acetilacetic, care la rândul său, prin decarboxilare, dă naştere acetonei, sub acţiunea carboxilazei. Prin reducere, acetona poate fi convertită în alcool izopropilic.

Alcoolul butiric se poate forma şi prin reducerea directă a aldolului (aldehidei oxibutirice) sau a acidului butiric.

Acetona se formează şi prin dismutaţia prealabilă a aldehidei acetice aldolizate, cu formare de acid acetic şi alcool etilic, care se pot condensa prin dehidrogenare, dând naştere acidului acetilacetic.

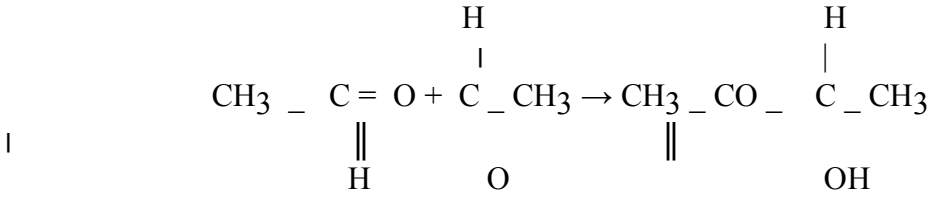
$$2\ CH_3\_CHO + H_2O \rightarrow CH_3\_CH_2OH + CH_3\text{-}COOH$$

Aldehidă acetică Alcool etilic + Acid acetic

$$CH_3\_CH_2OH + CH_3COOH \rightarrow CH_3 - CO - CH_2\_COOH + 2\ H_2$$

Alcool etilic + Acid acetic → acid acetilacetic

Caracteristică este şi formarea acetil-metil-carbinolului sub acţiunea carboligazei, în procesul de aldolizare a aldehidei acetice.



Aldehidă acetică Acetil-metil-carbinol

Fermentaţia acetică. Este o fermentaţie netipică, produsă de bacteriile acetice (*Bacterium acetycum, B. Pasterurianum, B. Kutzngianum* etc.), care transformă aerob alcoolul etilic în acid acetic, conform ecuaţiei:

$$CH_2\_CH_2OH + O_2 \rightarrow CH_3\_COOH + H_2O.$$

Alcool etilic Acid acetic

În prima faza a acestui proces, prin oxidare aerobă a alcoolului etilic, se formează aldehida acetică, care funcţionează ca donator de hidrogen şi se transformă în acid acetic.

Procesul de fermentaţie acetică are loc când vinul şi berea sunt lăsate în contact direct cu aerul. După circa o săptămână vinul se transformă în acid acetic.

7.3.3. Utilitatea practică a cunoştinţelor despre respiraţia anaerobă

Cunoaşterea procesului fiziologic de respiraţie, a particularităţilor lui în condiţii de aerobioză şi anaerobioză, prezintă o deosebită importanţă practică. Studiul naturii chimice diferitelor tipuri de fermentaţie a deschis largi posibilităţi de aplicare a lor în practică.

Fermentaţia alcoolică. Găseşte aplicaţii în fabricarea băuturilor alcoolice (vinuri, bere) şi a pâinii. Este cunoscut faptul că fermentaţia alcoolică a mustului este un proces biochimic complex şi decurge în trei faze:

- *faza prefermentativă*, care durează 1-3 zile de la introducerea mustului în vasul fermentativ până la degajarea evidentă a CO_2, când temperatura se ridică la 18-20 ^{0}C, iar conţinutul în glucide începe să scadă;
- *faza de fermentare tumultoasă*, ce durează 4-6 zile, până la scăderea degajării CO_2, când temperatura lichidului ajunge la 25-30^{0}C;
- *faza postfermentativă* liniştită, când scade puterea de fermentare a drojdiilor, prin acumularea alcoolului care inhibă activitatea lor, degajarea CO_2 este foarte slabă, iar temperatura vinului începe să scadă treptat.

Fermentaţia se poate produce *dirijat*, prin folosirea drojdiilor selecţionate, sau *spontan,* datorită drojdiilor existente în masa mustului ca: *Hansenniaspora uvarum*, *Cloekera apiculata*, *Sacharomyces ellipsoideus* şi *S. apiculatus*, care împreună reprezintă 90% din totalul levurilor. La strugurii roşii se întâlneşte frecvent *Sacharomyces chevolieri*, la cei atacaţi de mucegaiuri sunt prezente şi speciile *Saccharomyces florentinus*, *S. rosei*, *Schizosaccharomyces pombe* etc.

Uneori, după fermentaţia alcoolică şi după scurgerea vinului de pe boştină, intervine fermentaţia malolactică, care constă în descompunerea acidului malic în acid lactic şi acid carbonic.

Fermentaţia alcoolică are loc şi în procesul de panificaţie, prin adăugarea drojdiei de bere; creşterea aluatului este rezultatul degajării CO_2 produs în procesul fermentativ, iar gustul specific al aluatului este dat de degajarea alcoolului etilic.

Fermentaţia lactică. Are aplicaţii în industria laptelui la obţinerea chefirului, iaurtului etc. La prepararea laptelui acru intervin bacteriile *Streptococcus lactis, Lactobacillus bulgaricus, Bacterium acidophillum,* care fermentează lactoza din lapte, descompunându-le în acid lactic.

Fermentaţia lactică are aplicaţii practice şi în prepararea murăturilor, în însilozarea nutreţurilor, în industria pielii, a vopsitoriei. Microorganismele care intervin în prepararea murăturilor sunt: *Bacterium brasicae*, care fermentează glucidele din varză, descompunându-le în acid lactic, şi *Bacterium cucumeris fermentatis*, la murarea castraveţilor.

Fermentaţia lactică îşi găseşte aplicabilitate în însilozarea furajelor proaspete, dacă conţin un anumit conţinut de glucide; porumbul se pretează bine la însilozarea în stare proapspătă ca masă verde, având un conţinut de 6-8% glucide. La nutreţurile

bogate în proteine, dar sărace în glucide, se adaugă melasă în siloz. Pentru realizarea procesului fermentativ este necesar să se creeze în siloz condiţii de anaerobioză; porumbul se recoltează în faza de lapte-ceară, se toacă şi se tasează pentru evacuarea O_2. Microflora masei însilozate, la început, este variată, conţinând, pe lângă bacteriile lactice (*Streptococcus, Lactobacillus*) şi alte bacterii: *Bacetrium herbicola aureum, Pseodomonas fluorescens, Bacillus subtilis* etc.

Procesul fermentaţiei lactice decurge intens timp de 2-3 săptămâni, cu acumulare de acid lactic care împiedică dezvoltarea bacteriilor de putrefacţie şi astfel furajul se conservă. Este indicat ca fermentaţia lactică să se producă la o temperatură de 25-30^{0}C, pentru ca pierderile în glucide să nu depăşească 5-10%.

Dirijarea fermentaţiei lactice se poate face prin adăugarea în masa însilozată a culturilor de *Lactobacillus delbruckii* şi *L. cucumeris fermentalis*, sub formă de suspensie apoasă, 7-10 litri la o tonă de nutreţ şi la 1% melasă.

Dacă însilozarea se face defectuos, are loc fermentaţia butirică, care dă un miros neplăcut furajului.

Fermentaţia propionică are aplicaţii practice în prepararea caşcavalului. Lactoza din laptele preparat se transformă în acid lactic, care sub influenţa bacteriilor propionice, trece în acid propionic şi acid acetic. Prezenţa acestor doi acizi dă gustul specific caşcavalurilor.

Fermentaţia butirică are aplicaţii în topitul biologic al cânepei şi inului. Sub acţiunea bacteriilor *Granulobacter pectinovorum* la in şi *Clostridium felsineum* la cânepă, pectatul de calciu din lamela de legătură a celulelor se transformă în acid butiric, CO_2, H_2 şi CH_4.

Cunoaşterea proceselor fermentative care are loc cu producere de CH_4 (metan) prezintă deosebită importanţă practică în instalaţiile casnice pentru producerea gazului necesar arderii.

Capitolul 8

CREŞTEREA PLANTELOR

8.1. Definiţii şi principii

Creşterea este proprietatea fiziologică a materiei vii, care se defineşte ca o mărire stabilă şi ireversibilă a volumului şi greutăţii totale a celulelor, ţesuturilor şi organismului, datorită sporirii continue a cantităţii de substanţă uscată, în urma proceselor de sinteză, transformare şi depunere a materiei organice.

În acest proces se porneşte de la o celulă zigot (zigot sau spor) care, prin înmulţire, mărire în volum şi acumulare de noi compuşi asimilaţi se transformă, prin diferenţiere, în anumite ţesuturi şi organe. Acestea sporesc în dimensiuni şi greutate, până ajung la limitele caracteristice speciei.

Mărirea reversibilă a volumului şi greutăţii, cum este umflarea fizică a seminţelor prin imbibare cu apă, deşi se manifestă printr-o modificare a dimensiunilor, nu poate fi considerată ca u fenomen de creştere fiziologică deoarece, după uscare, seminţele revin la volumul şi greutatea iniţială. În procesul de creştere fiziologică, embrionul ajunge la dimensiuni tot mai mari, dar nu mai poate să revină la mărimea pe care o avea iniţial în interiorul seminţei.

În unele cazuri, creşterea în volum nu este însoţită de o creştere în greutate. Astfel, seminţele germinate la întuneric dau plantule cu volum sporit, dar cu greutate uscată în continuă scădere, datorită unei pierderi treptate de substanţe organice, în procese catabolice de respiraţie ce predomină asupra proceselor de sinteză, practic nule în lipsa luminii.

Paralel cu procesele de creştere se desfăşoară şi procesele de *dezvoltare*, care includ evoluţia ontogenetică a plantei de la celula nediferenţiată până la organismul matur, ce poartă toate organele vegetative şi generative caracteristice speciei. Între aceste procese există anumite relaţii directe care, însă, nu sunt obligatorii. O sporire considerabilă a masei vegetale poate fi însoţită uneori de un ritm redus de dezvoltare. Aşa, de exemplu, cerealele de toamnă semănate primăvara cresc abundent, formează o masă vegetativă bogată, dar nu înspică şi nu se dezvoltă.

Creşterea plantelor se deosebeşte de creşterea animalelor, deoarece poate avea loc în tot cursul vieţii, iar numărul organelor sporeşte continuu, prin apariţia de noi tulpini, ramuri şi frunze care nu au existat în sămânţă. Această creştere continuă se explică prin aceea că în punctele de creştere (vârful tulpinii, vârful rădăcinii, muguri, cambiu, felogen) se păstrează ţesuturi meristematice acvatice, care funcţionează permanent, formând noi organe, atât timp cât trăieşte întregul organism vegetal.

8.2. Etapele de creştere

Procesul complex al creşterii fiziologice include creşterea celulelor, ţesuturilor, organelor şi a plantei întregi, luată ca un tot unitar viu.

La organele în creştere (vârfuri de rădăcini şi tulpini, frunze, muguri fructe, etc.) există ţesuturi meristematice tinere, cu celule care prezintă nuclee voluminoase şi membrane subţiri, situate în zonele de creştere şi diferenţiere, unde îndeplinesc anumite funcţii fiziologice. Lungimea acestor zone este variabilă de la un organ la altul; la rădăcină este de circa 1 cm, iar la tulpină ajunge la 10 cm.

În zonele de creştere se observă mai întâi o înmulţire a celulelor, apoi creşterea treptată în volum a celulelor meristematice şi, în final, diferenţierea anatomică, morfologică şi funcţională corespunzătoare ţesuturilor şi organelor din care fac parte. Celulele care rezultă se vor diferenţia între ele prin presiune osmotică, transpiraţie, fotosinteză, respiraţie, biosinteze.

Procesul fiziologic de creştere se desfăşoară în trei etape:

a) etapa creşterii embrionare, când are loc diviziunea celulară;

b) etapa creşterii prin alungire sau extensie celulară;

c) etapa de diferenţiere internă a elementelor celulare, formându-se primordiile de rădăcină, tulpină, floare, fruct, frunze.

Etapele creşterii pot fi localizate topografic (la rădăcini, tulpini şi frunze) sau se succed în timp (la fructe).

8.2.1. Etapa creşterii embrionare

Etapa creşterii embrionare constă în diviziunea celulelor existente în ţesuturile meristematice şi formarea protoplasmei dense în celulele tinere, prin acumularea de materie organică complexă, îndeosebi substanţe proteice şi diferiţi alţi compuşi macromoleculari (amidon, lipide, acizi nucleici, fosfatide).

Procesul creşterii embrionare este favorizat de prezenţa în celulă a nucleului, a ribozomilor din ergatoplasmă, a acizilor nucleici (ADN-n, ARN-n, ARN-m, ARN-t), a unor vitamine (B_1, B_2, C, acidul pantotenic) şi a anumitor enzime care participă în metabolismul glucidic, lipidic şi, în special, protidic, cu rol esenţial în formarea protoplasmei.

Diviziunea celulară este stimulată de fitohormonii naturali (auxine, citochinine, gibereline) şi inhibată de unele substanţe chimice, cum sunt: colchicina, mercaptoetanol, 4-azouracil, 5-bromuracil etc., care blochează sinteza proteinelor şi a acizilor nucleici, precum şi repartizarea în polii fusului nuclear a cromozomilor clivaţi.

8.2.2. Creşterea prin extensie celulară

Creşterea prin extensie celulară constă din mărirea de mai multe ori a volumului celular, în special prin alungirea celulelor. Vacuolele mici apar în protoplasmă îşi măresc mult volumul, datorită pătrunderii apei prin procese de osmoză şi se contopesc într-o singură vacuolă mare, situată în centrul celulei. Acum se acumulează în sucul vacuolar glucide solubile, acizi organici, săruri minerale, iar în membrana scheletică se depun substanţe de constituţie.

Caracteristic pentru etapa creşterii prin extensie celulară este întinderea elastică şi plastică a membranei externe, ca urmare a acţionării concomitente a următoarelor forţe: absorbţia apei din osmoză; creşterea presiunii de turgescenţă; intensificarea proceselor metabolice, respectiv respiraţia şi sinteza glucidelor şi proteinelor; modificări în starea fizico-chimică a membranei celulare.

Experimental s-a constatat că rolul esenţial în creşterea celulelor prin extensie îl au membranele celulozice, ale căror însuşiri se modifică datorită unui biochimism complicat la nivelul protoplasmei, în care intervin acizii nucleici şi hormonii naturali de creştere.

Acest complex de factori interni determină ca, în zona de alungire celulară, membrana scheletică să crească în suprafaţă, prin intercalarea în spaţiile intermicelare vechi a unor noi microfibrile celulozice, produse de protoplasmă. La celulele din vârful rădăcinilor şi tulpinilor această creştere a membranei este mai activă la polii celulei, unde membrana prezintă o mai mare plasticitate, datorită aşezării laxe a microfibrilelor celulozice. Aceasta permite depunerea în reţeaua celulozică a noilor particule de celuloză, prin procesul de intussuscepţiune. La celulele din frunze şi din fructe, creşterea prin extensie are loc uniform, în toate direcţiile.

În toate ţesuturile de creştere, etapa extensiei celulare are o durată mult mai mare decât atapa diviziunii celulare. Extensia poate surveni imediat după terminarea etapei embrionare (de exemplu, la plantele anuale) sau după o anumită perioadă de repaus, cum

este cazul mugurilor de la plantele lemnoase, care se găsesc în etapa embrionară la sfârşitul verii şi trec la extensia celulară abia în primăvara următoare.

Depunerea noilor microfibrile celulozice se face pe suprafaţa internă a membranei primare, la început în rânduri perpendiculare pe axul longitudinal al celulei şi apoi pe direcţia axei de creştere, permiţând astfel mărirea dimensiunilor celulare.

În zona de alungire a celulei membrana celulozică are o plasticitate mai mare, conţinând cantităţi mai ridicate de substanţe pectice, care alcătuiesc faza continuă a membranei. Punţile de calciu care leagă catenele de acizi pectici sunt înlocuite cu grupări metilice, sub acţiunea pectinmetilesterazelor, a căror activitate este stimulată de hormonii naturali de creştere respectiv de auxinele endogene. Prin metilarea pectinei, legăturile dintre substanţele constitutive ale membranei devin laxe, iar toată masa de substanţe pectice devine mai plastică şi opune o rezistenţă mai mică presiunii de turgescenţă.

Se poate deci spune că auxinele existenţe în ţesuturi influenţează întinderea elastică sau plastică a membranelor, lărgirea ochiurilor din reţeaua fibrilară şi desfacerea legăturilor submicroscopice dintre micelele pectocelulozice. Auxinele stimulează şi activitatea enzimei poligalacturonaza, care hidrolizează pectinele în acid galacturonic liber.

La început, membrana celulară se subţiază dar, prin depunerea de noi fibrile micelare de celuloză, se formează o reţea compactă, care, ulterior, devine rigidă şi ajunge la grosimea iniţială, când nu mai permite intercalarea unor micele celulozice.

În procesul extensiei membranei un rol important îl are depunerea hemicelulozei pe suprafaţa internă a membranei, proces influenţat tot de activitatea auxinelor naturale. Hemiceluloza acţionează în mărirea plasticităţii membranei celulare şi în creşterea permeabilităţii pentru apă, pătrunsă în celulă prin fenomenul de osmoză.

8.2.3. Etapa de diferenţiere celulară

Din masa de celule care rezultă după diviziunea şi elongaţia celulară şi care în aparenţă sunt identice, iau naştere primordiile anumitor ţesuturi sau organe ale plantei, cu particularităţi morfologice şi funcţionale distincte. În această diferenţiere, fiecare celulă capătă structura, caracterele şi însuşirile proprii ţesutului pe care îl va forma (epidermă, scoarţă, parenchim central, vase conducătoare, ţesuturi mecanice sau de depozitare etc.).

Sensul diferenţierii este reglat de raportul dintre diferite substanţe hormonale endogene (cu acţiune stimulatoare şi inhibitoare), precum şi între acestea şi diferite vitamine existente în celulele respective. Atunci când mediul de cultură conţine numai auxine, celulele din măduva de tutun dau naştere la un calus din care vor apare rădăcini. Dacă mediul de cultură conţine şi vitamina B_6 (piridoxină, adermină), calusul va da naştere unui mare mugure vegetativ.

În etapa de difenţiere celulară are loc şi îngroşarea membranei scheletice, prin depunerea unor straturi noi de celuloză, lignină sau suberină pe suprafaţa internă a membranei, prin fenomenul de apoziţie cu sens centripet. Compuşii organici depuşi pe membrană sunt produşi de protoplasmă, care se consumă treptat, ajungând, în final, la celula cu membrane îngroşate, dar lipsite de protoplasmă vie, aşa cum este cazul vaselor lemnoase.

8.3. Mecanismul creşterii

Creşterea plantelor se realizează ca o rezultantă a unui complex de procese fiziologice şi biochimice determinate de activitatea ţesuturilor meristematice, de durata etapelor de creştere, de însuşirile biologice ale fiecărei specii şi de acţiunea factorilor de mediu din anul sau sezonul respectiv.

8.3.1. Legile generale ale creşterii

În ritmul de creştere a plantelor şi separat a diferitelor organe şi ţesuturi există o anumită legitate. La început creşterea este mai lentă, urmează apoi o creştere foarte intensă, până la atingerea unui maximum iar la sfârşit are loc o încetinire a ritmului creşterii, până la oprirea totală. Această legitate a fost denumită *perioada mare de creştere.*

Explicaţia legităţii în ritmul de creştere a plantelor este dată de corelaţia cu sinteza şi activitatea hormonilor naturali de creştere. În prima perioadă, cu creştere lentă, are loc sinteza hormonilor endogeni, a căror activitate este intensă în perioada de creştere maximă. În perioada creşterii maxime se epuizează atât hormonii endogeni, cât şi energia rezultată din fosforilările oxidative, ducând la inhibarea sistemului enzimatic care mijloceşte fosforilarea respectivă. Această explică reducerea treptată a ritmului creşterii finale, până la încetarea totală a creşterii.

Reprezentarea grafică a ritmului de creştere dă o curbură caracteristică, cu valori maxime după 3-5 zile, iar creşterea generală a plantei sau organului respectiv dă o curbură sigmoidă, în formă de S.

Din legitatea ritmului de creştere se distinge un ritm sezonier care este influenţat de factorii mediului extern, de o serie de particularităţi biologice specifice, de lipsa temporară a unor substanţe nutritive şi de variaţiile, în dinamică, ale cantităţii substanţelor stimulatoare sau inhibitoare naturale.

Ritmicitatea creşterii diurne este determinată de alternanţa dintre zi şi noapte. Dacă temperatura nu scade sub anumite limite, creşterea în lungime este mai intensă noaptea decât ziua. Primăvara, când există temperaturi mai scăzute în timpul nopţii, ritmul de creştere este mai intens ziua.

Legitatea creşterii plantelor se calculează viteza specifică de creştere şi creşterea relativă. Viteza specifică de creştere este acumularea de masă uscată în unitatea de timp şi se exprimă prin relaţia:

$$V = \log G_1/G_0 \ \text{x}\ 2{,}3026 / t$$

în care: G_0 este greutatea uscată iniţială; G_1 – greutatea uscată finală; t- durata de vegetaţie.

Creşterea relativă se exprimă în valori procentuale, în raport cu greutatea uscată, iniţială şi finală, a plantei.

$$R = (G_1 - G_0)100 / G_0$$

unde G_0 este greutatea uscată iniţială; G_1- greutatea uscată la momentul dat.

Creşterea organelor la plante este, în general, foarte lentă şi se poate stabili prin comparaţie, la intervale mari de timp. Există şi excepţii, cum sunt, de exemplu, staminele de secară, care cresc rapid în câteva minute şi tulpinile unor specii de bambus, care cresc cu 60cm pe zi.

8.3.2. Creşterea în lungime a tulpinii

Se disting trei tipuri de creştere a tulpinii, funcţie de poziţia meristemelor active:

- *creşterea acropetală*, terminală sau subterminală (de exemplu la in);
- *creşterea intercalară*, prin ţesuturile meristematice situate fie la baza fiecărui internod (de exemplu, la *Gramineae*, la *Amarylis*);
- *creşterea lineară* realizată pe toată lungimea tulpinii sau a internodurilor.

La majoritatea plantelor superioare, cu tulpini nearticulate, creşterea în lungime este îndeplinită de ţesuturile meristematice localizate în vârful tulpinii, pe o zonă ce se întinde pe 10-15cm (creştere terminală) (fig. 92).

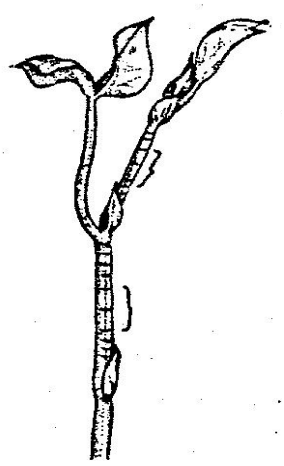


Figura nr. 92 - Stabilirea zonelor de alungire maximă a internodurilor la tulpinile de *Phaseolus vulgaris* (d. Milică şi colab., 1982)

La mugurii de la plantele lemnoase, etapa embrionară de formare şi diferenţiere are loc la sfârşitul verii şi în toamnă, după care urmează o perioadă de repaus până în primăvara viitoare. Odată cu atingerea condiţiilor optime de creştere în primăvară, celulele conului de creştere al mugurilor trec în stare activă şi determină deschiderea şi alungirea conului dând naştere la lăstari. Alungirea lăstarilor se produce datorită creşterii prin extensie celulară, respectiv prin întinderea membranelor.

Funcţie de particularităţile biologice interne şi de adaptarea la condiţiile mediului extern, deschiderea mugurilor la plantele lemnoase se face diferenţiat, mai devreme sau mai târziu, cu variaţii între specii de până la 3-4 săptămâni.

În cazul tulpinilor articulate, lungimea este determinată de intensitatea diviziunii şi extensiei celulare din zonele de creştere intercalară subnodală.

Înălţimea finală a tulpinii la plantele ierbacee este determinată de lungimea perioadei active de creştere din cursul anului (în medie 1-3 luni), iar la speciile lemnoase de durata perioadelor de creştere activă din cursul întregii vieţi.

8.3.3. Creşterea în grosime a tulpinii

Tulpina creşte în grosime prin activitatea ţesuturilor meristematice secundare, cu poziţie laterală (cambiul din cilindrul central şi felogenul din scoarţă). Participarea liberului secundar şi a elementelor scoarţei secundare este neînsemnată în îngroşarea tulpinii.

La speciile lemnoase există o ritmicitate diurnă şi sezonieră în creşterea în grosime a tulpinii, datorată unei influenţe puternice a factorilor de mediu. Ritmicitatea diurnă are loc cu destulă regularitate, dar este greu de urmăritdatorită schimbărilor survenite în conţinutul de apă din ţesuturi.

Ritmicitatea sezonieră este explicată prin acumularea substanţelor elaborate în procesul de fotosinteză, cu mari variaţii influenţate de evoluţia factorilor de mediu.

Creşterea în grosime a tulpinii începe la scurt timp (3-18 zile) după deschiderea mugurilor, când se formează primele celule ale inelului de îngroşare anuală. Acest proces durează 2-4 luni, cu variaţii în funcţie de specie şi de survenirea unor condiţii climatice favorabile sau nefavorabile, care explică diferenţierile în grosimea inelelor anuale. Creşterea în grosime a pomilor este mai redusă în primii ani şi devine tot mai intensă, până atinge un maximum în vârste înaintate, iar apoi scade treptat spre bătrâneţea pomului.

8.3.4. Creşterea rădăcinilor

Creşterea rădăcinilor se realizează prin activitatea ţesuturilor meristematice, localizate în zona netedă. Deasupra pilorizei există o zonă de diviziune celulară (meresis), în care se găsesc celulele meristematice cu conţinut ridicat în protoplasmă şi cu un nucleu voluminos. Mai sus este zona extensiei celulare (auxesis) şi apoi zona de diferenţiere celulară.

Aceasta arată că la rădăcină există o creştere substanţială, pe o lungime de 5-10 mm de la vârf. La rădăcinile aeriene zona de creştere este extinsă la 20-500 mm.

Pentru creşterea rădăcinilor este folosită energia metabolică eliberată prin respiraţia celulelor. Energia degajată se poate transforma în energie mecanică, cu rol în pătrunderea vârfului de creştere al rădăcinii printre particulele solului.

La plantele lemnoase se constată că în decursul sezonului anual de vegetaţie creşterea rădăcinilor înregistrează două perioade de creştere maximă, şi anume: una la sfârşitul primăverii (aprilie-mai) şi a doua către toamnă (septembrie - octombrie).

În primăvară, creşterea rădăcinilor începe mai devreme şi mai intens decât creşterea lăstarilor. În toamnă, creşterea rădăcinilor are un ritm lent şi se poate prelungi uneori spre iarnă, la rădăcinile pătrunse în straturile adânci ale solului, chiar dacă straturile superficiale sunt îngheţate.

În timpul verii, scăderea ritmului de creştere a rădăcinii se corelează cu reducerea umidităţii din sol.

Perioada de creştere activă a rădăcinilor începe mai devreme la plantele tinere decât la cele vârstnice, iar ritmul de creştere depinde de temperatura şi umiditatea solului. Dirijând aceşti factori se poate regla creşterea sistemului radicular, ceea ce influenţează capacitatea de producţie a plantelor cultivate.

8.3.5. Creşterea frunzelor

La frunzele plantelor dicotiledonate creşterea în suprafaţă a limbului se face prin activitatea meristemelor situate îndeosebi într-o zonă intercalară de la baza limbului, în vârf şi marginal.

La început are loc o mărire a suprafeţei limbului spre vârf, datorită unei creşteri apicale pe un interval scurt de timp. Ulterior va predomina o creştere bazală, laterală sau pe toată suprafaţa limbului la speciile dicotiledonate şi o creştere exclusiv bazală la speciile monocotiledonate. Acest tip de creştere bazală explică posibilitatea frunzelor de Gramineae de a continua creşterea după ce au fost retezate prin cosire (otăvire). La *Monstera deliciosa*, care prezintă limburile perforate, procesul de creştere nu are loc în anumite zone şi de aceea pe aceste porţiuni apar orificii de dimensiuni variate.

Creşterea în grosime a frunzei se realizează prin activitatea unui ţesut meristematic situat sub epiderma feţei superioare. Peţiolul frunzei are zona meristematică pe toată întinderea sa, cu activitate mai intensă în imediata apropiere a limbului.

8.3.6. Creşterea fructelor

Fructele cresc în etape succesive, care corespund cu etapele de creştere a celulelor. La început fructele cresc prin diviziune celulară, după care urmează, în toată masa fructelor, procesele de mărire în volum, prin extensie celulară şi diferenţiere. Diviziunea celulelor durează după anteză 3-4 săptămâni la măr, piersic şi prun, 6-8 săptămâni la păr, când fructul atinge un diametru de până la 1,5 cm, cu forme şi mărimi funcţie de gen, specie şi soi.

8.4. Factorii externi care influenţează procesele de creştere

Intensitatea creşterii reprezintă o rezultantă a interrelaţiei dintre acţiunea factorilor de mediu şi particularităţile fiziologice şi biochimice caracteristice fiecărei specii de plante.

Temperatura. Influenţează asupra creşterii plantelor în mod diferenţiat prin punctele cardinale de creştere (minim, optim, maxim) specifice fiecărei plante. Între pragul termic minim şi cel maxim ritmul proceselor de creştere decurge după legea vitezei reacţiilor chimice, în funcţie de temperatură, adică viteza creşterii se dublează după fiecare 10^0 C.

Temperatura minimă necesară creşterii are valori diferite, funcţie de specia de plantă şi de stadiul de dezvoltare. Secara, grâul, orzul, mazărea, inul, cânepa, lucerna încep creşterea la temperaturi de 0-5^{0}C, viţa de vie la 5-6^{0}C, porumbul la 8-10^{0}C, fasolea la 10-12^{0}C, nucul la 10-14^{0}C, iar plantele din familia *Curcubitaceae* (pepene, castravete, dovleac) la 14-18^{0}C.

Temperatura optimă asigură o creştere a plantelor şi organelor cu intensitate maximă. Prezintă valori care variază cu specia de plantă între 18 şi 37^{0}C (la lucernă 20^{0}C, la grâu şi in 25^{0}C, porumb 32^{0}C, viţă de vie 28-30^{0}C, cânepă şi castraveţi 35^{0}C).

Valoarea optimă de temperatură care determină o creştere maximă nu corespunde în toate cazurile cu valorile termice necesare altor manifestări vitale ale plantei.

Uneori, plantele au o viteză mare de creştere, dar rămân firave şi disproporţionate dimensional. Se consideră că la fiecare specie ar exista un optim armonic, la care toate funcţiile fiziologice ale plantelor se manifestă cu maximă intensitate. Determinarea optimului armonic necesită instalaţii speciale (seră, fitotron), în care toţi factorii pot fi dirijaţi concomitent. Optimul armonic nu are valori constante în tot cursul perioadei de vegetaţie, ci concordă cu adaptarea speciei respective la evoluţia condiţiilor de mediu din cursul dezvoltării filogenetice şi ontogenetice.

Temperatura maximă, frecvent peste 35-40^{0}C, determină o scădere bruscă a ritmului de creştere până la încetarea în jurul temperaturii de 45-50^{0}C. Numai la unele bacterii termofile maximul de temperatură este ridicat la 60-70^{0}C. Speciile de plante provenite din climatul temperat suportă mai greu temperaturile ridicate şi mai uşor temperaturile scăzute.

Un rol important în ritmul de creştere a plantelor îl are raportul dintre temperatura zilei şi a nopţii (termoperiodism). La unele specii provenite din zonele temperate şi subpolare, procesele de creştere sunt mai intense cu cât diferenţa de temperatură dintre zi şi noapte este mai mare.

Temperatura are şi o acţiune morfogenetică asupra plantelor, modificând forma diferitelor organe vegetale, în afara anumitor limite termice. Rădăcinile de morcov cresc lungi şi în formă conică la temperaturi joase, dar devin scurte şi groase la temperaturi ridicate. Tuberculii de cartofi ţinuţi la temperaturi scăzute pozitive dau stoloni scurţi, terminaţi cu noi tuberculi de dimensiuni reduse. La petunia se formează flori albastre la temperaturi ridicate şi flori albe la temperaturi mai scăzute.

Lumina. Influenţează ritmul de creştere al plantelor atât prin acţiuni directe cât şi indirecte, prin intermediul procesului fotosintetic în care se sintetizează materie organică.

Creşterea plantelor este dependentă de intensitatea luminii, de calitatea acesteia şi de durata iluminării zilnice.

Intensitatea luminii. La întuneric, speciile vegetale pot înregistra procese de creştere, fie în tot ciclul de vegetaţie (bacterii, ciuperci), fie numai pe perioada consumării substanţelor de rezervă (cormofite). Plantele superioare crescute la întuneric sunt etiolate, cu tulpini lungi, internoduri alungite, frunze mici, lipsite de clorofilă, ţesuturi slab diferenţiate, celule mari cu membrane foarte subţiri, iar ţesuturile mecanice prea puţin dezvoltate din care cauză tulpinile au o mare fragilitate.

În condiţii optime de lumină, plantele superioare au tulpini scurte şi viguroase, frunze mari, de culoare verde, datorită prezenţei clorofilei, au celule mici cu membrane cutinizate.

Lumina frânează alungirea tulpinii, dar stimulează creşterea limbului foliar, corelat cu intensitatea proceselor fotosintetice.

Exceptând valorile termice în afara unor limite extreme (minimă şi maximă), la care plantele nu mai cresc, ritmul de creştere a plantelor este în strânsă relaţie cu intensitatea luminii, dar diferenţiat la plantele ombrofile şi heliofile. Plantele de umbră au sistemul radicular mai slab dezvoltat, tulpini alungite şi fragile, frunze subţiri, cu ţesut palisadic redus şi cloroplaste puţine şi mari, reţea rară de fascicole libero-lemnoase şi celule mari, cu membrane subţiri.

Acţiunea diferenţiată a luminii şi întunericului asupra plantelor poate fi folosită în practica horticolă şi agricolă. Unele legume (sparanghel, revent, ţelină) se păstrează în biloane de pământ, pentru a se asigura o turgescenţă ridicată a celulelor şi frăgezimea ţesuturilor îngropate. Ritmul de creştere şi vigurozitatea plantelor din răsadniţe poate fi reglat prin dirijarea regimului de lumină, ridicând ferestrele sau stropind geamurile cu var.

Însăşi producţia culturilor şi calitatea recoltelor sunt dependente de intensitatea luminii, reglată prin densitatea plantelor la unitatea de suprafaţă. Inul de ulei se seamănă rar, pentru că la lumină intensă să producă tulpini florifere care, vor mări producţia de sămânţă, în timp ce inul de fuior se seamănă des, plantele se umbresc reciproc, iar tulpinile se alungesc şi asigură o bună calitate a fibrelor.

Compoziţia spectrală a luminii. Ritmul de creştere a plantelor se modifică în dependenţă de lungimile de undă ale radiaţiilor luminoase. În lumină roşie, tulpinile cresc mari dar cotiledoanele şi frunzele rămân mici. Paralel cu scăderea lungimii de undă, de la 650-700nm (roşu) spre 400-480 nm (albastru-indigo-violet) se constată o descreştere a lungimii tulpinii şi o mărire a suprafeţei limbului foliar. Aceasta dă o explicaţie înălţimii mai reduse a plantelor alpine, datorită cantităţii mari de raze ultraviolete din compoziţia luminii, care ar acţiona şi în degradarea auxinelor endogene, stimulatoare de creştere.

Gradul de saturare cu apă. Funcţie de turgescenţa celulară, respectiv gradul de hidratură a ţesuturilor, se desfăşoară funcţiile fiziologice normale ale plantelor asigurând ritmul de creştere a celulelor prin diviziune şi extensie, diferenţiat de la o specie la alta. La mucegaiuri creşterea se reduce când hidratarea ţesuturilor scade sub 90% şi încetează sub 95%. Seminţele uscate rămân în stare de repaus şi îşi păstrează viabilitatea pe o lungă perioadă de timp, dar germinează repede la un grad de hidratare de 50-60%.

Ritmul de creştere a rădăcinilor înregistrează un maxim atunci când atmosfera solului este saturată în vapori de apă. În schimb, tulpinile şi frunzele cresc intens numai la o umiditate relativă a aerului de 50-60%, cu condiţia ca zonele meristematice de creştere să fie protejate contra deshidratării prin acoperire cu bractee sau cu un strat cuticular gros. În condiţii de secetă, la o deshidratare a ţesuturilor meristematice, are loc blocarea creşterii prin extensie celulară, astfel că la lăstari şi frunze încetează alungirea, după o perioadă de creştere mult redusă, plantele rămânând scunde, cu frunze şi flori mici şi celule foarte mici.

Oxigenul. Este absolut necesar atât în atmosfera solului cât şi în aer, pentru o bună creştere a rădăcinilor şi a masei supraterestre. În atmosfera solului, dozele optime de O_2 pentru a asigura un ritm intens al creşterii sunt de 6% la soia, 8% la ovăz şi 3% la orez. Influenţa oxigenului asupra creşterii rădăcinilor depinde şi de concentraţia de CO_2 din atmosfera solului; la 25% O_2 plantele pot suporta concentraţii de 45% CO_2. Mărirea dozei de O_2 din atmosfera solului şi din aer contracarează, parţial, acţiunile negative ale unor gaze toxice (bioxid de sulf, acid fluorhidric, acid clorhidric, clor, amoniac, oxid de carbon etc.).

8.5. Substanţele regulatoare de creştere

8.5.1. Substanţe stimulatoare

În această grupă se disting trei categorii de compuşi: auxine, gibereline, citochinine.

8.5.1.1. Auxine

Auxinele sunt compuşi naturali, fiziologic polivalenţi, care, în doze extrem de reduse, direct sau indirect, pot efectua atât creşterea cât şi dezvoltarea plantelor, respectiv formarea organelor vegetative şi generative.

Primele izolări ale uxinelor din ţesuturile vegetale se datoresc lucrărilor concomitente ale lui N. G. Holodnîi şi Went (1928), care prezintă o metodă de captare a auxinei naturale din vârful rădăcinii sau din vârful coleoptilului de Avena sativa. Sunt descrise însuşirile fiziologice de stimulare a creşterii determinând orientarea rădăcinilor spre centrul pământului (geotropism) şi a tulpinilor spre sursa de lumină (fototropism). Teoria generală a tropismelor, numită toria Holodnîi-Went, stipulează ,,curburile creşterii plantelor, induse de factorii interni sau externi se datoresc unei distribuiri inegale a auxinei endogene între cele două părţi ale organismului care se curbează".

În lucrările sale, F. W.Went a captat auxina din vârfurile coleoptilelor de Avena sativa, prin trecerea ei în cuburi de agar.

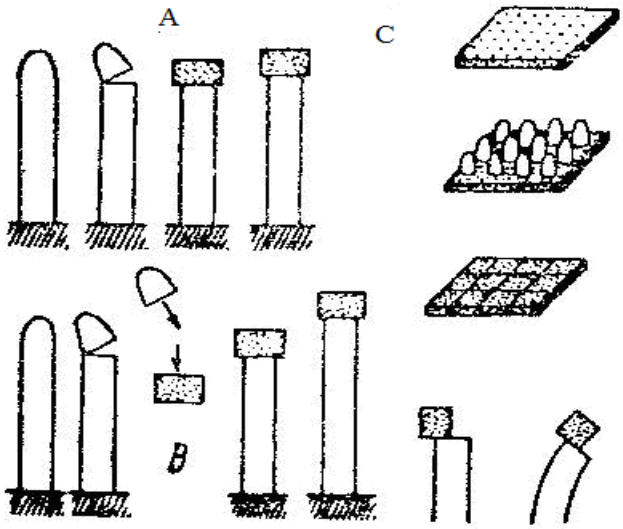


Figura nr. 93 - Captarea auxinei în agar:
A – cubul de agar pus în locul vârfului coleoptilului nu influenţează creşterea; B – cubul de agar pe care a stat vârful coleoptilului stimulează creşterea; C – extragerea auxinei din vârfurile coleoptilelor pe cuburi de agar. Prin aşezarea unilaterală a unui cub de agar cu auxină pe coleoptilul decapitat se poate produce curbarea acestuia (d. Weaver, 1972)

În cazul cuburile de agar cu auxină naturală au fost aşezate pe suprafaţa unor coleoptile secţionate s-au produs curburi în creşterea plantelor, în funcţie de poziţia lor de aranjare. Unghiul de curbură ar fi proporţional cu concentraţia substanţei de creştere, exprimată în ,, unităţi Avena" , egale cu cantitatea de auxină care, aplicată pe coleoptilul

decapitat de ovăz, produce o curbură de 10 grade, la o temperatură de 22^0C şi la o umiditate relativă a aerului de 92% .

Prezența auxinelor naturale în plante. Lucrările de extragere, purificare şi identificare chimică au pus în evidență prezența auxinelor naturale, în concentrații extrem de reduse, în diferite organe ale plantelor, acumulându-se îndeosebi în organele cu creştere activă (muguri, frunze tinere, vârfuri de tulpini şi de rădăcini, polen ovar fecundat, cotiledoane, semințe imature.)

Prin aplicarea metodelor cromatografice s-a constatat prezența auxinelor şi în alte organe, intrând în amestecuri complexe cu rol stimulator sau inhibitor (în semințe, fructe şi frunze de măr, fructe de coacăz şi căpşun, ovule de piersic etc.) cantități infime de auxine se găsesc în cambiu şi în țesuturi parenchimatice.

Biogeneza auxinelor naturale. Compusul auxinic natural găsit în diferite țesuturi vegetale a fost denumit *heteroauxină* şi identificată chimic cu acidul beta-indolilacetic sau acidul indol-3-acetic (prescurtat AIA), cu formula bruta $C_{10}H_9O_2N$.

Sinteza primară a auxinelor presupune existența unui precursor care se transformă, prin oxidare pe cale chimică, la un anumit nivel de fertilizare şi indiferent de regimul de lumină. Acest precursor este triptofanul, un aminoacid existent în protoplasma vie, care trece treptat în triptamină, acid β-indolilpiruvic, β-indolilacetaldehidă şi acid β-indolilacetic. Compuşii intermediari au fost găsiți, în stare naturală, în diferite organe ale plantelor de porumb, mazăre, bob, lupin, varză, floarea-soarelui, păpădie. Cel mai important rol revine acidului β- indolilpiruvic, considerat ca ,, placa turnantă,, a reacțiilor metabolice din sinteza auxinelor.

La plantele din familia *Cruciferae* triptofanul este un precursor primar atât pentru biosinteza AIA, cât şi a unor compuşi specifici (glucobrassicin, sulfoglucobrassicin), având un intermediar comun (indolacetaldoxin).

Toate aceste transformări biochimice au la bază anumite procese enzimatice, pentru fiecare treaptă metabolică existând o anumită enzimă specifică.

Auxinele se sintetizează în frunzele tinere, de unde migrează spre vârfurile de creştere ale tulpinii şi lăstarilor, sub formă de proauxină inactivă, în stare legată de proteine. În vârfurile vegetative, auxinele inactive se desprind de proteine şi sub acțiunea unor enzime proteolitice devin libere şi active. Sub această formă activă circulă bazipetal (descendent) prin vasele liberiene şi mai rar prin țesuturile parenchimatice, adiacente vaselor conducătoare. Circulația auxinelor nu se face prin difuziune, ci pe principiul polarității, datorită diferenței de potențial electric dintre vârful plantei (cu sarcină electrică negativă) şi baza plantei (cu sarcină electrică pozitivă). În acest mod, auxina încărcată cu sarcină electrică negativă, va circula, în principal, spre polul pozitiv bazal.

Auxinele pot migra şi transversal, în cazul organelor aşezate orizontal (lăstari) sau iluminate lateral, ceea ce explică geotropismul rădăcinilor şi fototropismul tulpinilor.

Viteza de transport a auxinelor naturale este de 4 mm/oră în rădăcini şi 10-12 mm/oră în restul plantei.

Inactivarea auxinelor. În prezența luminii captată de unii fotoreceptori (riboflavină beta-caroten) are loc degradarea auxinelor, ca un proces de oxidare şi trecere într-o formă oxidată şi inactivă, numită lumi-auxin-lactonă sau lumi-auxon:

$$\text{auxine active} + O_2 + \text{lumină} \rightarrow \text{auxină inactivă} + CO_2$$

Această inactivare a auxinelor naturale explică mişcările de fototropism, fiind mult influențată de radiațiile cu lungimi de undă scurte (albastre, violete şi, îndeosebi ultraviolete). Dacă sursa de iluminare a plantei este asimetrică, în partea iluminată are loc formarea oxidativă a 3-metilen-oxindolului, un compus inactiv pentru procesele de creştere

Datorită proceselor concomitente de biosinteză şi degradare oxidativă, stocul auxinic dintr-un organ va fi alcătuit din precursori auxinici, auxine active, auxine vehiculate, auxine degradate şi auxine nedisponibile.

Substanțe stimulatoare sintetice. Paralel cu extragerea şi separarea auxinelor naturale au fost sintetizate numeroase substanțe chimice, cu structură asemănătoare cu a compuşilor endogeni, având o puternică influență asupra metabolismului plantelor şi cu multiple aplicații în practica agricolă şi horticolă.

Aceste substanțe sunt: derivați ai indolului, naftalenului, acidului fenoxiacetic, acidului ftalamic şi acizi benzoici substituiți. Cei mai activi compuşi sintetici sunt acidul alfa-naftilacetic, acidul beta-naftoxiacetic, acizii alfa şi beta-fenoxiacetici, acidul indolilbutiric,a cidul indolilproprionic, acidul 2,4-diclor-fenoxiacetic (2,4-D) şi acidul 2, 4, 5-triclorfenoxiacetic (2, 4, 5- T).

Relația dintre structura chimică şi activitatea biologică. O moleculă activă de auxină naturală sau sintetică trebuie să aibă:

- un sistem ciclic sub formă de nucleu indolic, naftalenic sau benzoic;
- minimum o dublă legătură în ciclu;
- o grupare carboxilică laterală;
- minimum un atom de carbon pe partea laterală, între sistemul ciclic şi gruparea COOH.

Acțiunea fiziologică a auxinelor. Auxinele naturale şi sintetice exercită diferite acțiuni fiziologice, care declanşează reacții particulare de creştere, dezvoltare şi metabolism.

Modificări citologice. Tratamentul auxinic intensifică creşterea prin extensie celulară, alungirea membranei celulare şi îngroşarea ei interioară, prin depunerea de noi substanțe formative. Totodată sunt modificate proprietățile fizice ale membranelor (elasticitate, plasticitate, permeabilitate) proprietățile structurale(orientarea microfibrilelor de celuloză) şi proprietățile chimice (natura proteinelor plasmatice, compoziția pectinelor).

Auxinele la concentrații mai scăzute stimulează diviziunea celulară, iar la concentrații mai ridicate stimulează elongația celulară.

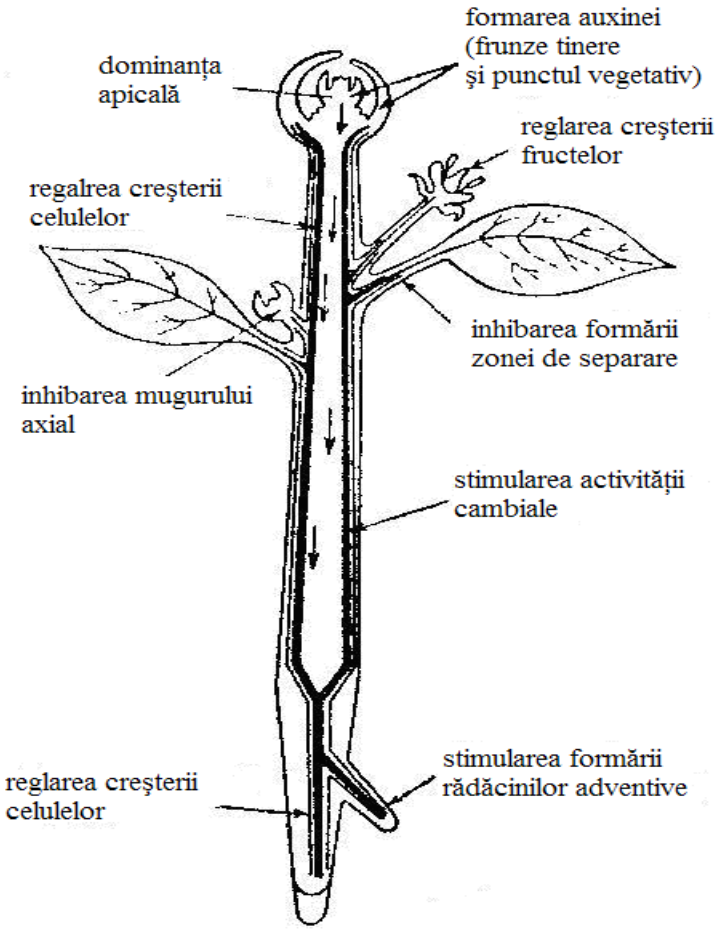


Figura nr. 94 - Reprezentarea schematică a funcţiilor acidului β-indolilacetic la plante (d. Steward, 1965)

Stimularea germinării seminţelor. Tratamentele cu AIA, 2,4-D şi ANA măresc facultatea şi energia germinativă a seminţelor şi stimulează formarea radicelei şi plumulei. Tulpinile necesită pentru alungire o concentraţie mai ridicată (10^{-5} – 10^{-6} M) decât rădăcinile (10^{-12} – 10^{-10} M).

În doze prea ridicate, auxinele determină tulburări morfologice, de la simple deformaţii (hipertrofii), la torsiuni, necrozări, fasciaţii, până la apariţia de tumori (hiperplasii).

Efecte asupra înrădăcinării butaşilor, puieţilor şi arborilor la transplantare. Unele auxine sintetice (AIA, ANA, 2,4-D, 2, 4, 5 -T) stimulează formarea rădăcinilor la specii care, în mod normal, înrădăcinează greu prin butaşi (Ilex, Forsythia, Magnolia, Evonymus, Taxus, Hibiscus, Clematis, Viburnum, Lonicera, Acer, Cornus, Rosa etc). Aplicarea acestor compuşi este de perspectivă la butăşire, marcotaj, transplantarea puieţilor din pepenieră, transplantarea arbuştilor şi arborilor mari la alcătuirea spaţiilor verzi (fig. 100).

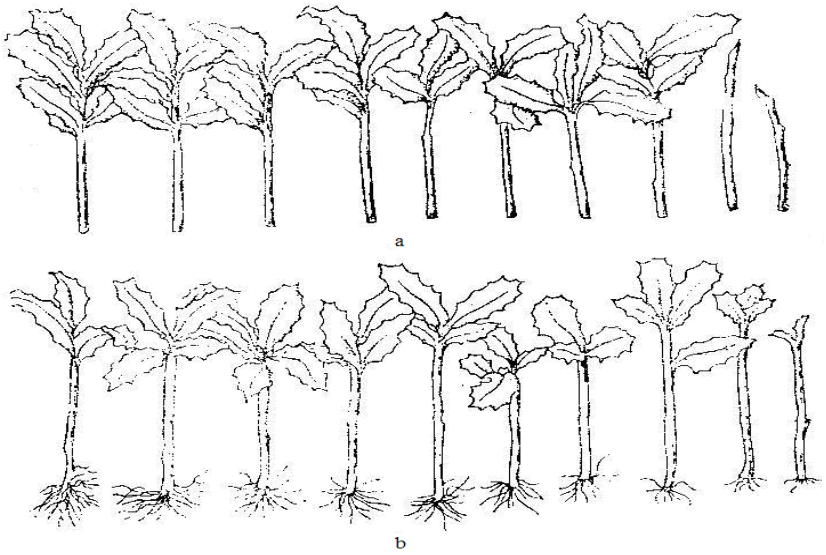


Figura nr. 95 - Efectul auxinei (AIA) asupra formării rădăcinilor la butaşii de *Ilex opaca* (B) comparativ cu butaşii netrataţi (A) (d. Hitchcock şi colab., 1940)

Legat de rolul auxinelor în accelerarea diviziunii celulare din zonele de calusare, se utilizează pentru vindecarea rănilor la pomi şi stimularea prinderii altoilor.

Rolul auxinelor în formarea mugurilor şi înflorire. În doze mari, auxinele menţin în stare de latenţă mugurii pomilor şi de pe tuberculii de cartof.

La măr, vişin, cireş, piersic şi prun stropirile cu soluţii de ANA întârzie deschiderea mugurilor florali cu 1-2 săptămâni, pentru a evita vătămările cauzate de gerurile târzii din primăvară. La legumele depozitate (cartof, morcov, ceapă, sfeclă roşie, gulie, nap), tratamentele cu auxine sintetice întârzie pornirea în vegetaţie a mugurilor.

În declanşarea înfloririi un rol activ îl au auxinele endogene existente în ovar, la baza inflorescenţei şi în peduncul. Polenul conţine de asemenea, auxine implicate în crşterea tubului polinic, în creşterea iniţială a ovarului şi a noului fruct.

Efecte asupra formării şi căderii fructelor. În timpul polenizării şi fecundării are loc o biosinteză a auxinelor naturale. Creşterea fructului este stimulată de auxinele sintetizate în seminţe, de unde difuzează în pulpa fructului şi declanşează extensia celulelor. Pe baza administrării auxinelor exogene este posibilă formarea fructelor fără polenizare, obţinându-se fructe partenocarpice (fără seminţe) la tomate, vinete, pepeni, fragi, struguri, păr, măr etc. Încetarea creşterii fructului şi căderea prematură se datoresc reducerii treptate a auxinelor şi acumulării de substanţe inhibitoare naturale. În practica pomicolă se poate aplica metoda hormonală de combatere a căderii premature a fructelor prin stropiri cu soluţii de ANA, 2,4-D şi îndeosebi, de acid alfa-2,4,5-triclorfenoxiproprionic (10-20 ppm). Aceste tratamente previn căderea fructelor înainte de recoltare, accelerează maturarea lor şi intensifică pigmentarea pieliţei.

*Întârzierea îmbătrânirii ţesuturilor.*se poate realiza prin tratamente cu auxine, ceea ce poate fi asociat cu menţinerea unui anumit nivel de proteine şi acizi nucleici din ţesuturile vegetale.

8.5.1.2. Gibereline

În urmă cu peste 50 de ani fitopatologul e. Kurosawa (1928) a descoperit efecte stimulatoare ale unor substanţe naturale prezente în ciuperca *Giberella fujikuroi,* care provoacă boala ,, bakanae" la orez, manifestată printr-o creştere exagerată a plantelor şi decolorarea lor.

Izolarea acestei substanţe active a fost făcută de T. Zabuta, care o denumeşte *giberelină*, după numele ciupercii care o produce. Compusul activ a fost ulterior preparat pe scară industrială şi livrat sub numele de giberelină (În S.U.A.) şi acid giberelic (în Anglia), mai ales după ce P.W. Brian (1955) a elaborat un procedeu mai perfecţionat de cultivare a ciupercii *Gibberella jujikuroi,* pe un substrat glucidic, analog celui folosit la producerea penicilinei.

În prezent se cunosc 52 gibereline, notate cu GA_1- GA_{52}, care au fost identificate prin metode moderne de separare şi analiză (electroforeză, spectrometrie, cromatografie).

Prezenţa giberelinelor în plante. Prin teste biologice specifice şi separare cromatografică s-a reuşit detectarea giberelinelor naturale în circa 130 specii de plante superioare (100 dicotiledonate şi 30 monocotiledonate) (seminţe de mazăre, fasole, lupin, orz, porumb, pepene; rădăcini de mazăre şi fasole; frunze de grâu; tuberculi de cartof în curs de formare). Se găseşte, de asemenea, în ciuperci, bacterii, alge, muşchi, ferigi.

Locul de sintetizare a giberelinelor este în embrionii seminţelor în curs de germinare, în frunzele tinere, mugurii apicali, organe florale, vârfuri de rădăcini. Din aceste zone circulă în toate ţesuturile, prin xilem şi floem, cu o viteză de 5 cm/oră.

Structura chimică a giberelinelor. În structura chimică a giberelinelor există un schelet comun denumit giban, la care se anexează anumite grupări laterale. Diferenţele dintre cele 52 forme de gibereline constau în numărul şi amplasarea grupărilor hidroxilice, metilice şi carboxilice laterale, prezenţa unei duble legături (la GA_3, GA_5, GA_7, GA_{22}) şi a radicalului lactonic.

Biogeneza giberelinelor. Precursorul giberelinelor naturale este acidul mevalonic care trece dintr-un diterpenoid triciclic, apoi în Kauren, Kaurenol, acid Kaurenoic şi, în final, în acid giberelic. Reacţiile până la ciclizare sunt catalizate de enzime solubile şi au loc numai în prezenţa ATP şi a ionilor de Mg. Aceste reacţii au fost puse în evidenţă în seminţe imature de pepene, mazăre, plantule de ricin şi în ciuperca Gibberella. Precursorii obligatorii sunt transformaţi, prin reacţii de hidroxilări intermediare, până la formarea aldehidelor GA_{12}, care printr-un lanţ de izomerizări, trec în alte forme giberelice. În plantulele de Pisum sativum lanţul transformărilor metabolice este: $GA_{12} \rightarrow GA_{44} \rightarrow GA19 \rightarrow GA_{20} \rightarrow GA_{29}$, iar în seminţele de Curcubita maxima este: $GA_{12} \rightarrow GA_{24} \rightarrow GA_{36} \rightarrow GA_{13} \rightarrow GA_{43}$.

Mecanismul acţiunii giberlinelor. Acţiunea giberelinelor asupra metabolismului hormonilor de creştere, determinând acumularea lor în ţesuturi. Ulterior s-a arătat că giberelinele accelerează creşterea organelor vegetale, prin sporirea conţinutului de auxine din ţesuturi pe două căi:

- *stimularea sintezei auxinelor naturale,* prin intensificarea procesului de transformare a unor precursori (de tipul triptofanului), care trec în triptamină şi

apoi în auxine endogene; conținutul de auxine sporește de 43 de ori la Hyoscyamus şi de 200 de ori la mazăre după tratamentul cu GA_3;

- *frânarea degradării oxidative a auxinelor naturale,* ca urmare a acțiunii giberelinelor de a inactiva sau reduce activitatea enzimelor responsabile de degradarea oxidativă a auxinelor (auxin-oxidazei).

Totodată, giberelinele determină o intensificare pronunțată a diviziunii celulare din axul tulpinii, ceea ce este pus pe seama stimulării activității specifice a ARN asociat cu ADN ale căror molecule cresc în volum, în nucleul celular.

Acțiuni fiziologice ale giberelinelor. Cele mai importante sunt:

- *Stimularea germinării semințelor.* GA_3 determină întreruperea stării de repaus seminal şi stimulează energia şi facultatea germinativă a semințelor. Astfel, semințele de cartof care, normal, germinează numai după câteva luni de repaus, pot încolți numai după 7 zile prin tratament cu GA_3 (50-500ppm), la temperaturi de 10-15^{0}C. În mod similar, giberelinele întrerup starea de repaus la mugurii pomilor, arbuştilor şi a tuberculilor prin modificările esențiale provocate în conținutul de proteine, aminoacizi, acizi nucleici şi auxine din embrion şi vârful de creştere.
- *Stimularea creşterii tulpinii.* După un timp extrem de scurt în urma tratamentului cu GA_3, se constată o stimulare energetică a creşterii tulpinii şi lăstarilor la plante, îndeosebi la nivelul țesuturilor tinere. Internodurile se alungesc prin intensificarea elongației celulelor epidermice şi parenchimatice.

Efecte de stimulare a creşterii tulpinii s-au constatat la numeroase specii de plante (fasole, mazăre, cartof, cânepă), care poate ajunge la 5 m înălțime prin tratamente repetate, apoi la graminee, castraveți, dovleac. Dovlecel, topinambur, precum şi la plantele floricole.

La speciile care prezintă fenomenul de nanism (mazăre, fasole, bob, porumb, zorele), aplicarea giberelinei învinge această piticire, de natură genetică sau fiziologică, şi provoacă o creştere rapidă a plantelor, de peste 10 ori față de martor.

- C*reşterea frunzelor.* Prin tratamente cu GA_3 se realizează o stimulare a creşterii suprafeței foliare, ca urmare a intensificării extensiei celulare şi a diviziunii celulare, ducând uneori la formarea de celule polinucleate. Creşte suprafața frunzelor la lactuca, ridiche, țelină, mazăre, trifoi, cartof şi muşcată.
- *Modificarea dominanței apicale.* Aplicată direct pe mugurii axilari, inhibați în creştere de auxinele naturale, giberelina determină pornirea în vegetație a mugurilor laterali, învingând dominanța aplicală şi dând o creştere stufoasă, cu multe ramificații laterale (de exemplu, la crizanteme).
- *Stimularea înfloririi şi fructificării.* Giberelinele accelerează înflorirea la lactuca chiar fără trecerea plantei prin faza de rozetă, morcov, ridiche, varză, tomate, fasole, dalia, petunia, salvie, crizantema, begonie, ciclamen.

O particularitate deosebită în acțiunea giberelinelor constă în capacitatea de înlocuire, în unele cazuri, a inducției termice şi fotoperiodice, provocând înflorirea în condiții în care, în mod natural, plantele nu înfloresc. Astfel, se poate provoca înflorirea plantelor bianuale (morcov, pătrunjel, sfeclă) încă din primul an de vegetație, în condiții termice în care plantele netratate au rămas în fază vegetativă de asemenea, este indusă înflorirea plantelor de zi lungă ținute în fotoperioade de zi scurtă (*Crepis tectorum*, *Silene armeria*, *Rudbeckia* sp) sau permite înflorirea în afara sezonului obişnuit

(lăcrămioare).

La castraveţi şi pepeni, GA_3 determină o modificare a raportului dintre florile mascule şi femele, în sensul creşterii numărului de flori staminate. De asemenea, stimulează germinarea polenului şi creşterea tubului polenic.

În dezvoltarea ulterioară a fructelor se constată că la plantele tratate cu GA_3, GA_4, GA_7 apare frecvent fenomenul de partenocarpie (măr, păr, piersic, cireş, vişin, struguri, tomate).

Modificari în metabolismul plantelor:

- scăderea conţinutului de amidon datorită activităţii hidrolitice intense a alfa-amilazei din stratul aleuronic al seminţelor de cereale şi transformarea în zaharuri solubile;
- scăderea conţinutului de N total şi proteic şi modificarea compoziţiei aminoacizilor liberi;
- creşterea conţinutului de acizi nucleici (ARN, ADN) în zonele cu procese intense de diferenţiere primară a celulelor şi activitatea mitotică celulară;
- întârzierea procesului de îmbătrânire a ţesuturilor vegetale, prin menţinerea unui anumit conţinut de acizi nucleici;
- corectarea efectelor negative provocate de viroze şi de Botrytis;
- intensificarea transpiraţiei, fotosintezei şi a respiraţiei plantelor;
- sensibilizarea la secetă şi arşiţă, prin intensificarea transpiraţiei, crearea unui deficit de apă din ţesuturi, diminuarea vâscozităţii plasmei etc.

Aplicaţii practice. Se propune tratarea solului cu gibereline în vederea stimulării germinării seminţelor de buruieni aflate în repaus şi distrugerea lor înainte de semănatul plantelor de cultură. De asemenea, cu ajutorul giberelinelor, fabricile de bere pot folosi orzul cu germinaţie slabă pentru obţinerea malţului. Cu gibereline se poate stimula creşterea gazonului în perioada de primăvară şi toamnă, când temperaturile sunt prea scăzute; se poate provoca ramificarea unor plante floricole (crizanteme) şi înfloritul mai timpuriu, cu obţinerea unor flori mai mari şi cu valoare decorativă superioară.

8.5.1.3. Citochininele

Încă din anul 1982, J. Wiesner a consemnat existenţa probabilă a unei substanţe care, în concentraţii foarte scăzute, declanşează şi stimulează diviziunea celulară (citochineza).

Compuşii naturali şi sintetici. Aminopurina are capacitatea de a stimula diviziunea celulară în ţesuturile calusului din măduva tulpinii de tutun.

Toate substanţele cu activitatea biologică similară au primit denumirea de chinine, chinetine şi mai recent fitochinine, citomine sau citochinine. Dintre acestea s-a adoptat dumirea de citochinine, care include substanţele ce determină un mare număr de reacţii de creşte şi efecte fiziologice legate de reglarea diviziunii celulare, creşterea celulei prin extensie, diferenţierea şi organogeneza plantelor.

Bioteste specifice şi purificarea citochininelor. Prin bioteste cu sensibilităţi şi specificităţi caracteristice, care permit detectarea unor cantităţi de citochinine în doze de 1-1000µ g/l, s-au identificat compuşi endogeni la aproximativ 40 specii de plante superioare (seminţe în curs de germinare de lactuca, mazăre, orz,lupin, în rădăcini,în seva circulantă prin xilem şi în fructele tinere de măr, păr, piersic, prun, gutui,tomate).

Prezența citochininelor în vasele conducătoare de lemn (xilem) arată că sinteza acestor compuşi naturali se face în rădăcini, de unde migrează acropetal spre fructe, frunze şi muguri, odată cu curentul de transpirație.

Prin extragere şi purificare a citochininelor naturale din boabe de porumb zaharat s-a izolat un compus în stare cristalină denumit zeatină. Acesta a fost ulterior identificată în hidrolizatele acidului ribonucleic din porumb, mazăre şi spanac şi sintetizată chimic.

Ulterior s-a descoperit o altă citochinină (izopentiladenina) în bacterii, drojdii, mazăre spanac, precum şi 1-trifenilureea din laptele de cocos. Atât zeatina cât şi izopepentiladenina sunt de circa 10 ori mai active decât 6- furfurilaminopurina.

În ultimii ani au fost sintetizați peste 50 de compuşi chimici, care manifestă proprietăți similare cu citochininele naturale (1-enziladenină,6-benzilaminopurină, 6-fenilaminopurină,8-azochinetină).

Biosinteza citochininelor. Citochininele endogene derivă din degradarea acizilor nucleici trecând prin anumite nucleotide. Sinteza citochininelor este paralelă cu biosinteza sterolilor şi a altor substanțe terpenoidice. În aceste procese, compusul central activ ar fi acidul mevalonic, un precursor pentru catena laterală dimetilalilică.

Acțiunile fiziologice ale citochininelor. Asemenea acțiuni sunt:

*Stimularea diviziunii celulare***.** Se datoreşte unor modificări esențiale în ciclu mitotic: reducerea duratei fazei presintetice (G_1) din ciclul mitotic, intensificarea ritmului de sintetizare a ADN (S) şi prelungirea perioadelor postsintetice.

Totodată este influențată creşterea prin extensie celulară, iar din raportul dintre citochinine şi auxine naturale rezultă procesele de diferențiere a țesuturilor, care determină sensul activității cambiale şi dezvoltarea xilemului. Când în acest raport chinetina este în cantitate redusă are loc diferențierea rădăcinii, iar dacă chinetina este în doze mari se diferențiază mugurii.

Prin efectul asupra stimulării creşterii tulpinii şi asupra diferențierii şi formării diferitelor organe există posibilitatea de reglare a formei caracteristice fiecărei specii, cu port înalt sau tufă ramificată.

Diferențierea şi formarea organelor la plante. Ca urmare a intensificării diviziunii şi extensiei celulare au loc acțiuni organoformative, ca:

- stimularea germinării semințelor, mai ales la temperaturi excesive;
- stimularea formării sistemului radicular şi a tuberculilor de cartof;
- stimularea formării şi creşterii frunzelor, prin alungirea limbului pe un pețiol foarte scurt;
- înlăturarea dominanței apicale, respectiv al rolului inhibitor al mugurului apical asupra creşterii mugurilor laterali, determinând o ramificare a creşterii tulpinii la *Perilla*, *Centaurea*, *Crepis*, *Aster*, *Ilex*;
- stimularea dezvoltării mugurilor, a organelor florale, a legării fructelor şi semințelor în fruct, dezvoltarea ovarelor;
- inducerea formării fructelor partenocarpice;
- intensificarea transportului asimilatelor prin plante şi acumularea acestora în țesuturile şi organele cu rol primordial;
- mărirea rezistenței plantelor la temperaturi scăzute sau ridicate, la infecții cu ciuperci, exces de umiditate, la substanțe chimice din doze toxice şi îndeosebi la secetă, prin evitarea denaturării proteinelor şi a acizilor nucleici din frunzele veştede

Întârzierea îmbătrânirii ţesuturilor. Prin proprietatea ce o au, de a stimula sinteza proteinelor, a pigmenţilor clorofilieni şi a acizilor nucleici şi prin polarizarea circulaţiei metaboliţilor din ţesuturile adiacente spre cele tratate, citochininele au rol esenţial de a întârzia îmbătrânirea plantelor.

8.5.2. Substanţe cu acţiune retardantă

În ultimele trei decenii a fost descoperit un nou grup de substanţe chimice cu proprietăţi biologice caracteristice, ce se deosebesc atât de stimulatorii, cât şi de inhibitorii de creştere. Acestea au un rol esenţial în metabolismul plantelor, reducând o anumită perioadă ritmul proceselor de diviziune şi elongaţie celulară din tulpini, ceea ce determină o frânare a creşterii în înălţime. Datorită efectului de „întârziere" a proceselor de creştere, aceste substanţe au primit denumirea de „ retardanţi".

Tipuri de compuşi sintetici. Începând cu anul 1949 au fost sintetizaţi numeroşi compuşi chimici cu acţiune retardantă, care au fost înseriaţi sub denumirile de Compusul I, II, etc.

Compusul I, a fost denumit 2,4-DNC sau clorura de 2,4-diclorbenzilnicotinium cu efecte de frânare a proceselor de elongaţie a tulpinilor, fără dereglări formative.

Compusul II, face parte din grupul carbamaţilor de amoniu quaternar, cu rol în inhibarea sintezei giberelinelor, scăderea conţinutului de auxine naturale şi intensificarea activităţii auxin-oxidazei, a catalazei şi peroxidazei. Are aplicabilitate în horticultură.

Compusul III, denumit Carvadan, obţinut prin izomerizarea inelului terpenic al preparatului Amo 1618. Este eficace în tratamentele la fasole şi crizanteme.

Compusul IV, denumit BOH sau betahidroxietilenhidrazidă, prezintă efecte retardante în frânarea creşterii în lungime a tulpinilor la castravete, tomate, mazăre, fasole etc., stimulând concomitent procesele de înflorire.

Compuşii V şi VI sunt două forme izomere, sub denumirile de Fosfon-D şi Fosfon-S. Au eficacitate la aplicarea pe sol pentru unele specii horticole (fasole, crizanteme, azalee, petunii etc.).

Compusul VII are cea mai mare aplicabilitate în practica agricolă şi horticolă. Este un compus de amoniu quaternar analog al colinei, denumit clorură de (2-cloroetil) trimetilamonium, cunoscut şi sub denumirile sinonime de Cycocel, CCC, Clorură de clorcolină, TUR, ZAR, Batyr, Chlormequat, Retacel, Antivylegac, Stabilan, WR-62, Emisuron, Liozin, kjukukel etc.Se livrează ca soluţie sau cristalizat, în stare pură sau în amestec cu îngrăşămintele chimice şi cu unele fungicide şi erbicide (2,4-D, DNOC, Dialen, Dicotex, Dinoseb, Fenuron, Monuron, Diuron).

Aplicat ca soluţie pe sol şi mai ales prin stropiri pe frunze, în doze maxime de 2500-5000 ppm, funcţie de sensibilitatea speciei, CCC acţionează ca un antimetabolit, antigiberelină şi antiauxină frânând unele sisteme enzimatice şi biochimice implicate în sinteza substanţelor endogene cu rol stimulator.

Compusul VIII, are denumiri similare B-9, B-995, Diamninozide, SADH şi Alar-85. Este o formă stabilă a acidului N-dimetilaminosuccinamic, ca 2,2-dimetil hidrazida acidului succinic, indicat pentru tratamentul extraradicular cu soluţii apoase (în concentraţii între 1000-5000 ppm), cu mare eficacitate la numeroase specii vegetale, îndeosebi pomicole, viticole şi legumicole. La pomi reduce creşterea lăstarilor, favorizează diferenţierea mugurilor generativi şi înflorirea abundentă, previne căderea

fiziologică prematură a fructelor, intensifică coloraţia pieliţei fructelor, reduce frecvenţa atacului unor boli, prelungeşte durata de păstrare a fructelor.

Compuşii neânseriaţi. Au structuri chimice foarte diverse, cel mai activ este acidul 2-cloroetilfosfonic, cu denumiri sinonime Ethrel, CEPA şi Amchem 66-329, care în ultimii ani a cunoscut o mare extindere în producţia horticolă mondială. Efectele stimulatoare asupra proceselor de înflorire, fructificare şi maturare sunt corelate cu descompunerea treptată a Ethrelului, cu eliberare în exterior a etilenului.

Similar cu produsul american Ethrel au fost sintetizaţi noi compuşi chimici cu efecte retardante asemănătoare (Hidrel, Dehidrel, Camposan, Flordimex Permazian, Phynazol, Rollfrucht).

Acţiuni fiziologice ale retardanţilor. Asemenea acţiuni sunt:

Modificarea caracterelor anatomo-morfologice ale plantelor. Toate substanţele retardante frânează procesele de creştere în lungime a tulpinilor şi lăstarilor, mai ales la nivelul internodurilor, care în momentul tratării se găsesc în faza intensă de diferenţiere şi alungire. La grâu are loc o reducere a lungimii paiului cu 20-45 cm. La plantele horticole se scurtează internodurile, se îngroaşă tulpinile şi este stimulată ramificaţia laterală, se obţin răsaduri viguroase de bună calitate.

Stimularea înfloririi şi maturării. După tratamentele cu retardanţi este stimulată transformarea mugurilor vegetativi floriferi, este grăbită înflorirea (mai ales cu Ethrel) şi se reduce procentul florilor avortate, asigurând o bună fecundare şi legare a fructelor.

La plantele monoice şi andromonoice (castravete, pepene, dovleac) se modifică exprimarea sexului prin tratamente cu Ethrel şi Alar creşte numărul de flori femele purtătoare de fruct, iar înflorirea se declanşează aproape simultan, înlesnind recoltarea mecanizată a fructelor şi valorificarea cu cheltuieli reduse.

La cerealele păioase (îndeosebi la grâu) s-a constatat că prin tratamente cu substanţe retardante se obţin sporuri ale producţiei de seminţe cu variaţii funcţie de soiuri cuprinse între 300 şi 1100 kg/ha. Cel mai ridicat spor la producţia de grâu de toamnă a fost de 1906kg/ha după tratamente cu CCC.

La cartof se grăbeşte formarea tuberculilor, acţiune deosebit de importantă la culturile timpurii.

La plantele floricole creşte valoarea estetică şi comercială prin dirijarea creşterii lăstarilor şi a formei tufei şi prin transformarea mugurilor vegetativi în muguri floriferi (azalee, hortensie, camelie, zorele, garoafe, crin etc.).

În plantaţiile de pomi (măr, păr, piersic, cireş etc.) se modifică raportul dintre creştere şi producţie, prin reducerea creşterii în lungime a lăstarilor, mărirea procentului de flori legate, stimularea creşterii fructelor, reducerea căderii premature a frunzelor şi obţinerea unei recolte de calitatea superioară, cu valoare comercială ridicată.

Mărirea rezistenţei plantelor la factorii nefavorabili. Îmbunătăţind potenţialul de adaptare a plantelor la diferiţi factori noi de viaţă (homeostazie), retardanţii măresc rezistenţa la temperaturi scăzute, secetă, arşiţă, salinitate, boli şi dăunători. Creşte capacitatea de rezistenţă la ger şi la brumele de primăvară şi de toamnă la cereale, plante termofile – tomate, fasole, mazăre, bob,varză - precum şi la arborii şi arbuştii fructiferi.

Aceste efecte sunt explicate prin mărirea forţei osmotice a celulelor şi creşterea conţinutului de acid ascorbic şi dehidroascorbic din frunzele şi rădăcinile plantelor tratate cu retardanţi.

Clorura de clorcolină măreşte rezistenţa la secetă a plantelor prin păstrarea turgescenţei ţesuturilor o perioadă mai mare îndelungată, epuizarea mai lentă a rezervelor de apă din sol, reducerea intensităţii evapotranspiraţiei şi coeficientului de transpiraţie.

Mărind presiunea osmotică a sucului celular, retardanţii determină o creştere a toleranţei plantelor la excesul de săruri din sol, contribuind la o valorificare superioară a ţesuturilor sărăturoase.

8.5.3. Substanţe inhibitoare

Activitatea auxinelor naturale din plante poate fi deseori mascată sau anihilată de anumite substanţe endogene, cu rol inhibitor.

8.5.3.1. Tipuri de inhibitori naturali şi efectele lor fiziologice

În majoritatea cazurilor, inhibitorii endogeni sunt lactone nesaturate, compuşi fenolici simpli sau complecşi, acizi organici şi flavonoide, prezenţi în diferite organe ale plantelor (seminţe, bulbi, tuberculi,muguri etc.). Inhibitorii au capacitatea de a reduce sau anula activitatea substanţelor stimulatoare şi de a provoca o inhibare a creşterii plantelor, cu intensităţi variate, până la starea de repaus profund.

Inhibitorul beta. A fost extras din rădăcini şi tulpini şi separat prin cromatografie pe hârtie, cu efecte similare blastocolinelor care inhibă germinarea seminţelor în fruct sau în perioada de latenţă.

Acidul abscisic. Se presupune că acidul abscisic este prezent în absolut toate speciile vegetale, cu variaţii sezonale funcţie de starea fiziologică a ţesuturilor: frunze de *Brassica oleracea*, *Prunus persica*, *Fragaria ananassa*, lăstari de fasole, tomate, mazăre, lupin, măceş, tuberculi de cartof, seminţele de porumb, mazăre, lupin, măr, viţă de vie.

Transportul acidului abscisic din zona de sinteză în cea de acţiune se face prin floem, de unde se extinde în seva xilemului. Circulaţia are loc după o polaritate distinctă, fiind de trei ori mai intensă în sens descendent decât ascendent.

Florizinul. Este un inhibitor natural din grupa flavonoizilor. Acest compus rezultă din glicozidarea şi condensarea polifenolilor şi se sintetizează numai în frunze, la lumină de zi scurtă, din toamnă sau din primăvară. După sinteză, în frunze florizinul se descompune prin deglicozidare pe cale enzimatică, tot la lumină şi trece în floretin, un compus uşor circulant, cu proprietăţi stimulatoare asupra înfloririi şi creşterii embrionare. Floretinul migrează în muguri, dar aici suferă o nouă glicodizare şi trece în florizin, care exercită o acţiune pregnantă de inhibare în perioadă de repaus mugural din cursul iernii. Odată cu venirea primăverii, conţinutul de florizin din muguri şi tulpini scade brusc, prin transformarea lui în compuşi înrudiţi (floretin şi acid floretic) care au acţiuni stimulatoare asupra creşterii mugurilor. Se consideră că din raportul cantitativ şi calitativ al acestor compuşi, cu proprietăţi fiziologice diferenţiate, ar rezulta ritmul proceselor de creştere a plantelor în diferite sezoane şi faze de vegetaţie.

Cumarina. Este o lactonă nesaturată, care se sintetizează în frunze şi se acumulează în diferite ţesuturi vegetale (fructe, seminţe), la specii din familiile Umbelliferae, Rutaceae, Papillionaceae, Orchidaceae.

Acidul cinamic. Există în plante sub două forme izomere (cis şi tras). Se consideră că ar fi un precursor al cumarinei care rezultă dintr-un lanţ de transformări:

Acid cis-cinamic → acid trans-cinamic → acid cumaric → cumarină**.**

Scopoletina. Prezentă în aproape toate organele vegetale, scopoletina poate fi sub formă liberă, fie sub formă glicozidică.

Efecte de inhibare naturală în diferite ţesuturi au mai fost constatate la unii acizi organici (malic, citric, ferulic, cafeic), alcaloizi (chinina, cafeina, cocaina, fisostignina), precum şi compusul antimitotic narciclasina existentă în bulbii de *Narcissus*.

Efectele fiziologice ale inhibitorilor naturali. Acidul abscisic are multiple întrebuinţări:

- prezintă o evidentă acţiune antigiberelică, antiauxinică, antichininică;
- menţine starea de repaus a plantelor fiind prezentă în ţesuturile meristematice (embrion, cambiu, meristeme apicale, oosfere nefecundate), precum şi în coaja tuberculilor de cartof.
- reglează creşterea mugurilor şi înflorirea prin modificarea raportului dintre substanţele stimulatoare (auxine, gibereline, citochinine) şi cele inhibitoare;
- favorizează procesul de abscisie (cădere) a fructelor şi frunzelor prin grăbirea formării stratului de separare din peţiol şi peduncul, ceea ce înlesneşte unele aplicabilităţi practice evidente (rărirea florilor şi fructelor tinere evitând fenomenul de periodicitate a rodirii; uşurează recoltarea fructelor la maturitate prin slăbirea aderenţei pedunculului; poate contribui la defolierea plantelor la momentul dorit de cultivator);
- previne încolţirea seminţelor din fruct;
- grăbeşte îmbătrânirea la secetă a plantelor, prin reglarea mişcărilor de închidere şi deschidere a stomatelor.

Florizinul acţionează ca antimetabolit, întrerupând sinteza acizilor nucleici şi a proteinelor şi inhibând procesul de respiraţie şi de fosforilare oxidativă.

Cumarina inhibă încolţirea seminţelor prin efectul de frânare a diviziunii mitotice celulare şi a creşterii sistemului radicular.

8.5.3.2. Inhibitori sintetici

Colaborarea dintre chimişti şi fiziologi a permis sintetizarea a numeroşi compuşi cu rol de inhibare diferitelor procese metabolice la plante pentru scopuri legate de cerinţele imediate ale practicii agricole.

Hidrazida maleică împiedică diviziunea celulară în apexul tulpinii şi alte ţesuturi meristematice; determină o reducere a lungimii lăstarilor la pomi şi mărirea numărului de lăstari florali în anul următor; provoacă întârzierea înfloririi inhibarea formării inflorescenţelor, atunci când tratamentul se face în timpul antezei; inhibă încolţirea tuberculilor de cartof şi a bulbilor de ceapă în timpul păstrării în depozite. Toate aceste procese de inhibare au dus la ideea utilizării hidrazidei maleice în efectuarea cârnitului chimic, înlocuind cârnitul manual la unele specii de plante (viţă de vie, unii pomi fructiferi şi arbuşti decorativi). Efectele de inhibare se datoresc unei blocări a anumitor sisteme enzimatice, dereglării metabolismului hidraţilor de carbon şi stimulării activităţii AIA-oxidazei, ceea ce explică proprietăţile de antiauxină.

Actinomicin-D este un puternic inhibitor al metabolismului nucleinoproteic, oprind creşterea plantelor. Aceste efecte se explică prin blocarea sintezei acidului

ribonucleic şi a proteinelor, blocarea activităţii enzimelor fotosintetice, inhibarea creşterii prin extensie a membranelor celulare, reducerea forţei de turgescenţă şi a conţinutului de glucide.

Chloramfenicol are un puternic efect antigiberelic manifestat prin: inhibarea sintezei proteinelor solubile; reducerea conţinutului de pigmenţi foliari, prin dezorganizarea structurală a cloroplastelor şi inhibarea formării lamelelor din plastide; diminuarea intensităţii proceselor fotosintetice şi a sintezei glucidelor solubile în membranele celulare; dereglarea proceselor mitotice, provocând rupturi cromozomale în metafază şi anafază.

Puromicina este un antimetabolit care inactivează unele enzime implicate în sinteza antocianilor.

8.6. Vitaminele ca substanţe bioactive

Procesele de creştere, dezvoltare şi metabolism sunt dirijate şi de alte substanţe cu rol bioactiv, atât naturale cât şi sintetice. Dintre cele naturale menţionăm vitaminele, iar dintre cele sintetice erbicidele.

Vitaminele sunt substanţe naturale nehormonale şi necalorigene, cu structuri chimice mult diversificate, dar apropiate prin activitatea lor biologică. Plantele conţin cantităţi foarte mici din unele substanţe speciale, necesară în buna funcţionare organismului uman. Denumirea de vitamine a fost dată de Cazimir Funk (1912), care le considera drept amine necesare vieţii (*vita-aminae*). Deşi nu toate vitaminele au aceeaşi compoziţie chimică şi nu aparţin în întregime din grupa aminelor, totuşi denumirea generală dată de Funk se păstrează până în prezent.

Clasificarea vitaminelor. Vitaminele au fost notate cu litere mari ale alfabetului şi poartă denumirea corespunzătoare structurii lor chimice sau efectului principal exercitat asupra organismelor umane şi animale.

După natura solubilităţii, vitaminele sunt împărţite în două grupe: liposolubile şi hidrosolubile.

Vitaminele liposolubile sunt: vitamina A (axeroftol)-antixeroftalmică; vitamina D (calciferol)- antirahitică; vitamina E (tocoferol)- antisterilităţii; vitamina K (filochinona)-antihemoragică; vitamina F (amestec de 3 acizi graşi nesaturaţi: linoleic, linolenic, arachidonic).

Vitaminele hidrosolubile sunt: vitamina B_1 (tiamina)- antineuritică sau antiberiberică; vitamina B_2 (riboflavina); vitamina B_6 (adermina)- antidermatică; vitamina B_{12} (codamina) –antianemică; vitamina Bc (acid folic); vitamina C (acid ascorbic)- antiscorbutică; vitamina H (biotina); vitamina H_1 (acid para-aminobenzoic) – antiacromatică; vitamina P (citrină + rutină)- permeabilităţii; vitamina PP (amida acidului nicotinic)- antipelagroasă.

Biosinteza vitaminelor în plante. Vitaminele se găsesc în aproape toate speciile vegetale, atât la plantele inferioare cât şi la cele superioare.

Vitamina A (axeroftol) este un derivat al carotenului, sintetizat în cantităţi mari în frunze şi tulpini. Molecula de vitamină A reprezintă o jumătate din molecula de caroten, din care rezultă prin scindare oxidativă, în prezenţa unei diastaze numită carotinază.

Sursele cele mai bogate în provitamina A sunt: lucernă, morcov, salată, spanac, pătrunjel, tomate, ceapă verde, caise, cireşe şi prune. În cantităţi foarte reduse vitamina A

se află în cartofi, castraveți, sfeclă, gulii, ceapă uscată, struguri, mere, pere, nuci, alune, din care uneori poate lipsi total.

Rolul vitamina A constă în catalizarea proceselor oxidative şi în stimularea sintezei purinelor, constituenți importanți ai nucleului celular.

Vitamina B_1 (tiamina) se sintetizează numai în frunzele mature ale plantelor, de unde migrează prin țesutul liberian spre organele de acumulare. Predomină în germenii semințelor de grâu şi orez, soia linte, bob, mazăre, nuci, struguri, morcov, spanac, cartof, sfeclă, salată,varză, mere, pere.

Intră în compoziția carboxilazei, care scindează acidul piruvic în procesele de catabolizare a glucidelor. Are rol important în transformarea glucidelor şi a triptofanului din plante. Este descompusă enzimatic de tiaminaza descoperite în plantele de ferigă şi Equisetum.

Vitamina B_2 (riboflavina) se găseşte în plantele de tomate, sparanghel, ovăz, frâu, frunze de pătrunjel, salată, spanac, mazăre, caise. Are rol în sinteza unor enzime oxido-reducătoare (dehidraze). Activată prin fosforilare participă în reacțiile de oxidare celulară, legate de procesele respiratorii.

Vitamina B_6 (adermina,piridoxina) predomină în tărâțele de orez, de grâu, porumb, mazăre, spanac, cartof. Are rol în biosinteza proteinelor şi acizilor graşi, întrucât conține trei derivați piridinici (piridoxină, piridoxamină, piridoxal) ai căror esteri fosforici îndeplinesc funcția de coenzime, cu activitate esențială în anumite transformări metabolice (transaminaze, decarboxilarea aminoacizilor, utilizarea triptofanului, metabolismul lipidic).

Vitamina B_{12} (codamina) se găseşte în diferite microorganisme şi în boabe de mazăre. Are rol în sinteza acizilor nucleici implicați în diviziunea celulară şi în sinteza aminoacizilor cu sulf. (metionina).

Vitamina C (acidul ascorbic) are ca precursori în plante glucoza şi galactoza, care prin oxidare dau acizii uronici (acid glucuronic şi acid galacturonic). Aceştia trec mai departe în acid oxipiruvic şi aldehidă glicerică iar prin condensare dau acidul ascorbic. Vitamina C a fost izolată prima dată din sucul de portocale, varză şi ardei.

În plante vitamina C se găseşte ca acid ascorbic şi acid dehidroascorbic, asociat cu proteinele, cu care formează un complex numit ascorbigen. Vitamina C din țesuturile vegetale conține, în medie 5% acid dehidroascorbic.

Vitamina C predomină la plante din familiile *Iridaceae* şi *Rosaceae*; cantități mari se găsesc în: *Gladiolus gandavensis*, *Maringo oleifera*, *Juglans regia* (frunzulițe şi fructe necoapte), *Rhamnus cathartica*, fructe de măceş, în lămâi, mandarine, coacăze negre şi roşii, ardei, varză, pătrunjel, cartofi tineri, tomate.

Are rol de transportor de hidrogen în procesele oxidative celulare şi de protejare a organismelor față de factori nefavorabili abiotici (ger, secetă), față de boli şi intoxicații chimice. Evită degradarea fotochimică a heteroauxinei .

Vitamina D (calciferol) lipseşte din plante în stare finită, însă apare sub formă de fitosteroli (provitamina D) care trece în vitamina D sub acțiunea radiațiilor ultraviolete.

Vitamina E (alfa- şi beta-tocoferol) se sintetizează numai în plante şi predomină în uleiul din semințele de grâu, porumb, orez, ovăz, bumbac, soia, floarea-soarelui. Tocoferolul provine din fitol şi se depozitează mai întâi în cloroplastele frunzelor.

Vitamina H (biotina) are rol în transformările unor aminoacizi şi exercită funcţia de coenzimă în metabolismul glucidelor şi al acizilor organici. Predomină în tomate, muguri, tuberculi de cartof, unele seminţe, grăunciori de polen, cotiledoane, cambiu etc.

Vitamina K (filochinona) apare ca un derivat al naftochinonei; este prezentă în urzică, lucernă, spanac, conopidă, varză, morcov, tomate.

Vitamina P este conţinută în cantităţi mari în fructele de coacăz şi lămâi şi are rol în respiraţia plantelor, constituind un sistem oxidoreducător.

Vitamina PP (acidul nicotinic) intră în compoziţia unor enzime oxidoreducătoare (dehidraze) şi a coenzimelor NAD^+ şi $NADP^+$. Formează gruparea prostetică a unei dehidraze care participă la fermentaţia alcoolică. Stimulează formarea rădăcinilor. Este prezentă în tărâţe de orez şi grâu, frunze de spanac, varză, conopidă, piersice, prune, mere.

Modificarea conţinutului de vitamine în ontogeneza plantelor. În cursul ontogenezei există o variaţie mare în dinamica de acumulare a vitaminelor în diferite organe ale plantelor.

În seminţele uscate ale plantelor vitaminele se găsesc în cantităţi foarte reduse. Ele se sintetizează în timpul germinaţiei, îndeosebi din a treia zi, când procesele metabolice se intensifică ajungând la 10-12 zile de la începutul germinaţiei la un conţinut de 5-50 ori mai mare decât în seminţele negerminate. Acumularea maximă în plante este realizată în perioada înfloririi şi a fecundării, când au loc cele mai intense migraţii de vitamine din frunze spre organele de reproducere (fructe,seminţe).

Toamna se constată o scădere bruscă a conţinutului de vitamine din frunze datorită îmbătrânirii ţesuturilor foliare sau pregătirii plantelor pentru repausul de iarnă.

În tuberculii de cartof, acumularea vitaminei C înregistrează un maxim în faza de înflorire, după care urmează o scădere treptată până la maturitatea fiziologică, diminuare continuată şi în timpul păstrării tuberculilor în depozite.

La cereale, în faza formării boabelor are loc o creştere energetică a conţinutului unor vitamine (B_1,B_2, B_c, H, PP), cu un maximum în perioada coacerii în lapte sau în ceară.

Acţiunea vitaminelor asupra proceselor de creştere a plantelor. Vitaminele sintetizate în plante exercită acţiuni bine definite asupra proceselor de creştere şi reproducere. Fiind substanţe organice specifice de importanţă vitală, vitaminele sunt capabile să producă modificări fiziologice profunde. Unele alcătuiesc grupul prostetic al enzimelor, contribuind la transportul de H^+ în oxidoreduceri sau a acidului fosforic în schimburile energetice.

Vitaminele C, B_1, B_c şi PP stimulează energia germinativă a seminţelor, creşterea embrionului, creşterea tulpinii şi a rădăcinii, înrădăcinarea butaşilor unor specii lemnoase (*Vitis*, *Mahonia*, *Morus*, *Platanus*, *Cytrus*).

Vitaminele C, A, B_1, B_2 stimulează formarea şi germinarea grăunciorilor de polen, creşterea tubului polenic şi procesele de fecundare.

Vitaminele B_1 şi PP pot mări producţia la mazăre, ridichi, lucernă, trifoi, *Agrostis*, *Poa*.

Vitamina B_1 măreşte producţia la morcov, varză tutun şi intensifică procesele de creştere la *Cosmos* şi *Camelia*.

Vitaminele B_1, B_6, C şi PP măresc recolta de grâu, tomate, tutun, floarea-soarelui, hrişcă şi bumbac, ca urmare a creşterii semnificative a masei vegetative, aeriene sau subterane**.**

În înrădăcinarea butaşilor la diferite specii pomicole şi viticole, vitamina PP are un rol esențial, alături de auxinele naturale.

Procesele de fecundare sunt autodirijate, ca efect direct al prezenței vitaminelor C, B, A şi PP care stimulează formarea şi germinarea grăunciorilor de polen din floare, creşterea tubului polenic, polenizarea şi fecundarea. Cercetările făcute la bumbac au arătat că vitaminele B_6, C şi PP măresc numărul de capsule şi de semințe, reducând căderea ovarelor şi asigurând o îmbunătățire a nutriției organelor generative. Totodată are loc o grăbire a proceselor de înflorire şi maturare.

Vitamina C are capacitatea de a mări gradul de adaptare biologică a plantei la condițiile variabile ale mediului ambiant (homeostazie), îndeosebi rezistența la ger şi secetă. Aceasta se explică prin caracterul puternic reducător al acidului ascorbic cu rol intensificarea reacțiilor de oxidoreducere.

8.7. Erbicidele şi mecanismul fiziologic de acțiune a lor

După modul de acțiune, erbicidele se împart în două grupe:

a) *erbicide de contact,* care pătrund în țesuturile plantei şi distrug direct celulele prin efecte toxice sau corozive locale (100kg/ha H_2SO_4, 200kg/ha $FeSO_4$, clorat de natriu, arseniați, sulfamați, tiocianați, cianamida de Ca, tetraborat de Na);
b) *erbicide sistemice* (translocate), care pătrund în sistemul circulator al plantelor (xilem, floem) şi provoacă perturbări generalizate în metabolism, manifestate prin modificări histologice şi fiziologice.

Erbicidele se aplică în sol sau prin stropirea plantelor (erbicide foliare).

Mecanismul acțiunii selective. Erbicidele sistemice sunt absorbite de rădăcinile tuturor plantelor (cultivate sau buruieni) şi vehiculate, prin vasele conducătoare, la diferite țesuturi. Speciile rezistente la erbicidul respectiv au capacitatea de degradare enzimatică şi biochimică a grupărilor toxice, pe care le transformă în substanțe inactive sau chiar stimulatoare.

Alte specii nu posedă garnitura corespunzătoare, iar grupările toxice rămân active şi provoacă un dezechilibru metabolic, modificări histologice şi fiziologice ca: blocarea fotosintezei şi a respirației, inhibarea sintezei proteinelor şi a acizilor nucleici, dereglarea funcțiilor mitocondriale energetice, oprirea diviziunii celulare, distrugerea țesuturilor sau a plantei întregi.

Selectivitatea unui erbicid se datoreşte configurației lui structurale, compoziției chimice şi proprietăților fiziologice. Întrucât există o mare diversitate a garniturilor enzimatice caracteristice genurilor şi speciilor de plante, nu poate exista erbicid cu aplicabilitatea universală, care să distrugă toate buruienilor din culturile agricole şi horticole.

La erbicidele foliare, eficacitatea depinde şi de structura morfologică şi fiziologică a plantelor; dicotiledonatele, cu suprafață foliară mare, rețin o cantitatea mai mare de soluție decât monocotiledonatele, iar speciile cu strat ceros pronunțat pe limb rețin mai greu soluția de erbicid şi sunt mai puțin sensibile.

Particularităţi în eficacitatea unor erbicide. Erbicidele sistemice pe bază de 2,4-D (acid 2,4-diclorfenoxiacetic) şi MCPA (acid 4-cloro-2-metilfenoxiacetic) fac o grupă separată, care acţionează ca substanţe stimulatoare de creştere în doze mici şi inhibitoare în doze mari ce provoacă moartea plantelor ca urmare a unor fasciaţii, răsuciri, îndoiri, crăpături în epidermă şi înmulţirea haotică a celulelor.

Simazinul se aplică pe sol la culturile de porumb, măr, păr, prun, viţă de vie, frag, căpşun, zmeur, coacăz, unele legume (morcov, sparanghel, fasole, mazăre, ridiche, cartof, sfeclă roşie), terasamente de cale ferată, terenuri de sport, drumuri, parcuri, pieţe, canale de scurgere K. Roth corelează activitatea erbicidului cu conţinutul plantelor în polifenoli, activitatea peroxidazei şi potenţialul redox, necesar pentru funcţionarea normală a clorofilei.

Atrazinul, aplicat prin stropiri pe frunze după răsărirea plantelor, se foloseşte la culturile de porumb, sorg, viţă de vie şi pomi, distrugând majoritatea buruienilor, cu unele excepţii (costrei, pir, volbură, coada calului).

Prometrinul (Gesagaard 50) este un erbicid pe bază de fenol, din grupa triazinelor, aplicat la culturi de cartof, floarea-soarelui, fasole, morcov, tomate şi lucerniere tinere.

Surcopur şi *Stam* F_{34} sunt erbicide selective pentru cultura de orez, eficace în combaterea buruienilor: *Avena fatua*, *Thypha latifolia*, *Cynodon dactylon*, *Amaranthus*, *Capsella bursa*, *Chenopodium* etc.

8.8. Corelaţiile şi dominanţa apicală

Sunt interacţiunile fiziologice stabilite între organele şi ţesuturile plantelor care conduc la o creştere armonioasă a tuturor părţilor plantei şi menţin o rezervă de muguri pentru ciclurile următoare de vegetaţie.

Mugurii dorminzi de sub scoarţa tulpinii rămân în stare de repaus şi nu pornesc în creştere pentru a da noi lăstari decât după îndepărtarea mugurului terminal (apical) sau a întregii coroane, deoarece asupra mugurilor dorminzi a fost exercitată o inhibare de natură hormonală din partea formaţiunilor de creştere din coroană, car îi menţin în stare de repaus prelungit. Dacă se îndepărtează vârful tulpinii sau al lăstarului principal, mai mulţi muguri axilari dau naştere la lăstari noi şi determină formarea tufei globulare (de exemplu mazăre, unele specii floricole). Dominanţa apicală este cu a atât mai slabă cu cât mugurii laterali sunt mai depărtaţi de vârf. La unele specii (*Vicia*, *Cicer*, *Inula*, anumite *Labiatae*) inhibarea hormonală nu este atât de puternică, iar din mugurii axilari pot apărea lăstari scurţi, cu câteva frunze. La *Kochia* dominanţa apicală lipseşte total, iar planta creşte sub formă de tufă.

Această dominanţă apicală, exercitată de mugurul din vârf, se explică prin sensibilitatea diferită a mugurilor faţă de concentraţiile mari de auxine naturale acumulate în apex. De aici, auxinele migrează descendent prin tulpină sau lăstar şi inhibă creşterea mugurilor laterali, mult mai sensibili; numai după îndepărtarea mugurului apical se ajunge la o concentraţie optimă de auxine în mugurii laterali, care cresc şi formează lăstari.

Frânarea creşterii mugurilor axilari nu se datoreşte numai auxinelor, ci şi unor substanţe inhibitoare de tipul cumarinei, care se formează în rădăcini şi frunze mari, de unde migrează spre tulpini; după combinarea cu auxinele devin inhibitori ai corelaţiei, cu efecte negative asupra mugurilor axilari sau dorminzi.

La unele plante lemnoase, în timpul maturării lemnului mugurii intră în repaus, datorită acționării substanțelor inhibitoare migrate din frunze, iar raporturile dintre muguri se modifică prin dispariția dominanței apicale.

La plante există și o dominanță fiziologică, explicată prin concurența pentru substanțele nutritive dintre organele de fructificare și restul plantei, dintre frunze și muguri, dintre rădăcini și masa aeriană. Organele de fructificare (flori, fructe) polarizează substanțele nutritive și exercită acțiuni negative asupra mugurilor. De aceea, în anii cu fructificare puternică și pe un fond nutrițional insuficient au loc o creștere redusă a plantelor și o și o micșorarea numărului de muguri floriferi pentru anul următor.

Cunoașterea fenomenului de corelație dintre organe permite dirijarea masei aeriene și a sistemului radicular, prin tăieri raționale (în uscat sau în verde) și prin administrări de substanțe hormonale sintetice (la palmete, garduri vii, transplantări).

8.9. Regenerarea și polaritatea

Regenerarea este procesul fiziologic prin care organismul se reface din părți izolate (tulpini cu muguri, rădăcini, frunze, calus, celule individualizate). Se formează țesuturi și organe, cu funcții bine definite.

Regenerarea stă la baza înmulțirii vegetative prin frunze (*Bryophyllum*), stoloni (*Fragaria*, *Ajuga reptans*, *Mentha*), marcote (vița de vie), butași de tulpină (pomi fructiferi), butași de frunze (*Begonia*). Altoirile au la bază tot un proces de regenerare a calusului dintre altoi și portaltoi.

Cultura de țesuturi sau cu suspensii de celule este o formă nouă de înmulțire vegetativă pornind de la meristeme, măduva tulpinii, floem, calus sau chiar dintr-o singură celulă somatică. Prin această metodă s-a obținut în serie, de noi plantule la speciile de *Rosa*, *Daucus*, *Nicotiana*, *Dianthus*, *Heliantus*, *Orchidee*.

Polaritatea este însușirea plantelor de a forma la capete opuse organe diferite ca structură anatomo-morfologică. La plantele superioare terestre se distinge o axă longitudinală care se termină cu rădăcini la polul inferior și cu vârful de creștere la polul superior. Această polaritate în repartiția organelor este o expresie a diferențierii funcțiilor și a specializării organelor cu anumite funcții. Fenomenul se manifestă și la organe sau părți de organe separate.

În cazul regenerării plantelor de butași (de exemplu, *Salix*, *Pelargonium*, *Vitis* etc.), la capătul inferior morfologic se vor forma rădăcini (pol rizogen), iar la capătul superior se formează lăstari cu frunze (pol caulogen). Poziția și funcțiile celor doi poli se corelează cu sensul polar de circulație a auxinelor naturale din lăstari. Prin migrarea auxinelor spre polul rizogen se micșorează cantitatea de auxină din partea superioară, mugurii sensibili la auxine nu mai sunt inhibați și pornesc în creștere, dând lăstari.

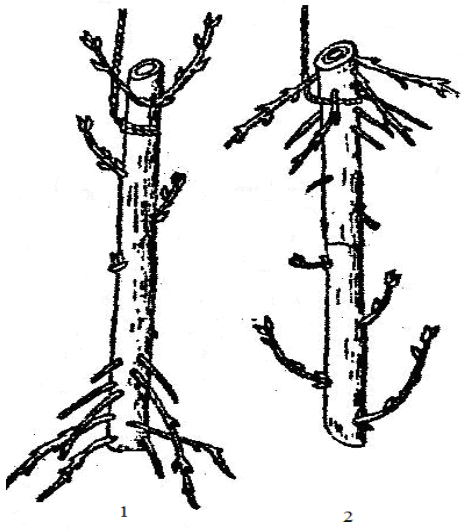


Figura nr. 102 - Fenomenul de polaritate la butaşi de Salix (butaşi în poziţie normală şi inversă) (d. Boldor şi colab., 1981)

La unele specii (*Hedera*) polaritatea nu are un caracter atât de fix, iar inversarea poziţiei butaşilor, determină schimbarea poziţiei celor doi poli morfologici.

În practica viticolă şi pomicolă, prin operaţiile de tăiere, inelări, cercuiri sau adăugarea de auxine se poate inversa polaritatea, funcţie de scopurile urmărite; prin efectuarea unei inelări la mijlocul butaşului, fiecare din porţiunile despărţite prin inel se comportă ca un butaş aparte.

Capitolul 9

MIŞCĂRI DE ORIENTARE ŞI DE CREŞTERE LA PLANTE

Mişcarea este o însuşire esenţială a materiei vii, întâlnită atât la animale cât şi la plante. La plante, mişcarea se realizează prin deplasarea în întregime sau prin orientarea organelor spre sursele de substanţe nutritive, de apă şi de energie necesare sintezei substanţelor organice. Deci aceste mişcări sunt rezultate din orientarea organelor plantei în spaţiu pentru îndeplinirea optimă a funcţiilor de nutriţie, de apărare şi de înmulţire.

Mişcările pot fi pasive, în efectuarea cărora plantele nu intervin şi active, pentru care plantele consumă energie proprie. Ambele categorii de mişcări se întâlnesc atât la plantele libere, cât şi la cele fixate de anumite substraturi.

9.1. Mişcările pasive

Mişcările pasive se realizează pe baza unor adaptări ce permit plantelor întregi sau anumitor organe ale acestora să fie răspândite dintr-un loc în altul. Majoritatea mişcărilor pasive se bazează pe mecanisme fizice. Aceste mişcări se întâlnesc mai ales la plantele fixate de substrat şi se realizează prin modificarea volumului celular.

9.1.1. Mişcări prin imbibiţie

Sunt caracteristice fructelor uscate şi se realizează prin modificări inegale ale volumului diferitelor părţi care alcătuiesc organul, sub acţiunea apei de imbibiţie anizotropă, pătrunsă în micelele celulozice. Ca exemplu pot servi păstăile de *Orobus vernus* care pe timp de secetă se desfac, executând o răsucire într-o spirală spre interior.

Figura nr. 96 - Păstăi de *Orobus vernus* (d. Péterfi şi Sălăgeanu, 1972)
a - în stare închisă; b - în curs de deschidere

9.1.2. Mişcări prin coeziune

Sunt prezente la sporangiile ferigilor. Între membranele celulare şi apa pe care o conţin, forţa de coeziune ajunge la valori până la 1000 atm. provocând mişcări ale plantelor. Asemenea mişcări se găsesc şi la celulele endoteciului de la antere; acesta are îngroşări în formă de stea pe faţa internă şi în formă de cordoane paralele pe feţele laterale. Când se pierde apa, membranele externe subţiri şi elastice sunt trase spre interior, realizându-se un mecanism de deschidere a anterei (fig.97).

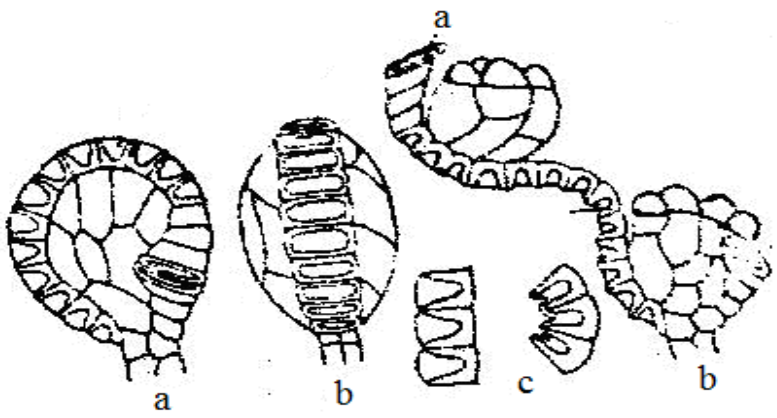


Figura nr. 97 - Sporange de *Polypodium* (d. Boldor şi colab., 1981)
a- văzut din față; b – din profil; c – sporange deschis

9.1.3. Mişcări prin aruncare

Sunt caracteristice filamentelor staminelor unor plante din familia Urticaceae. La maturarea polenului, anterele concrescute la baza filamentelor se desprind de acestea şi execută o mişcare bruscă de întindere, aruncând polenul la o distanţă oarecare.

9.2. Mişcările active

Mişcările active sunt fenomene întâlnite frecvent în viaţa plantelor şi se efectuează cu un consum de energie. Din această categorie fac parte mişcările intracelulare, mişcările plantelor fixate de substrat şi mişcările plantelor libere.

9.2.1. Mişcări intracelulare

Sunt mişcările pe care le fac organitele celulare, cum ar fi mişcarea nucleului, a cloroplastelor şi a citoplasmei.

Mişcarea cloroplastelor. S-a constatat atât la plantele inferioare cât şi la plantele superioare. În celulele palisadice ale frunzelor aeriene, cloroplastele se orientează permanent cu muchia pe direcţia razelor de lumină. Când lumina este mai slabă, cloroplastele se aglomerează pe pereţii transversali, cu latura mai mare orientată spre razele de lumină. Mecanismul mişcării este explicat fie prin curenţii protoplasmatici, care antrenează cloroplastele în mişcare fie prin modificarea tensiunii superficiale a învelişului lor.

Mişcările nucleului. Aceste mişcări au putut fi observate în perii absorbanţi ai rădăcinilor şi în tuburile polinice, unde nucleii se deplasează spre punctele cu activitate metabolică mai intensă. În cazul unei răniri, nucleii se deplasează către peretele celular din apropierea rănirii.

Mişcarea citoplasmei. Curenţii citoplasmatici sau identificat în perii absorbanţi de pe rădăcinile de graminee, perii de pe frunzele de *Tradescantia*, *Vallisneria spiralis* şi la alte plante; viteza curenţilor depinde de intensitatea desfăşurării reacţiilor metabolice. Viteza de circulaţie a curenţilor citoplasmatici se determină cu ocularul micrometric, urmărind deplasarea unui cloroplast în lungul peretelui celular. Mişcarea cloroplastelor poartă denumirea de dineză. Substanţele glucidice simple stimulează viteza de circulaţie a citoplasmei, intervenind ca sursă de energie.

9.2.2. Mişcările plantelor fixate pe substrat

La plantele fixate de substrat s-au constatat atât mişcări pasive, cât şi mişcări active.

Anumiţi factori externi, cum ar fi lumina, apa, gravitaţia, concentraţia substanţelor chimice, pot provoca la plantele fixate de substrat excitaţii, ce vor determina o reacţie în modul de orientare a organelor. La plantele superioare, excitanţii externi produc aşa numitele tropisme. Acestea pot fi: paralelotrope şi plagiotrope. Tropismele

paralelotrope orientează organul, în creşterea sa, paralel cu direcţia excitantului; atunci când organismul în creştere se îndreaptă spre excitant, mişcarea este pozitivă, iar când se orientează în sens invers excitantului este negativă. În mişcările plagiotrope, organele iau poziţii oblice faţă de direcţia excitantului sau perpendiculare.

Excitanţii provoacă multiple multiple modificări în protoplasma celulară. Datorită excitanţilor are loc creşterea permeabilităţii membranelor, o scădere a vâscozităţii, se modifică potenţialul electric şi intensitatea respiraţiei. Aceste modificări se produc într-un timp relativ scurt şi se propagă în lungul protoplasmei celulei şi a organului respectiv. După excitaţie şi reacţie au loc fenomene de revenire la starea iniţială a coloizilor, a permeabilităţii şi a potenţialului electric. Din această categorie fac parte tropismele şi nastiile.

9.2.2.1. Tropismele

Tropismele sunt mişcări de creştere determinate de acţiunea unilaterală a unui factor. Tropismele pot fi pozitive, când organul în creştere se orientează în direcţia de acţiune a excitantului şi tropisme negative, când organul se orientează opus direcţiei excitantului. Reacţia se produce prin curbarea organelor şi se clasifică după natura excitantului în: geotropism, fototropism, chemotropism, electrotropism etc.

Geotropismul. Este mişcarea de creşterea plantelor provocată de acţiunea unilaterală a forţei de gravitaţie.

Geotropismul orientează organele plantelor pe direcţia acţiunii forţei de atracţie a Pământului. Aceasta explică poziţia verticală a tulpinilor plantelor care cresc pe un teren înclinat. Geotropismul este prezent atât la plantele superioare, cât şi la plantele inferioare (alge, ciuperci şi licheni). La plantele superioare orientarea organelor nu este supusă întâmplării, tulpina întotdeauna va creşte în sus (geotropism negativ), iar rădăcina în jos (geotropism pozitiv). Datorită acestui fapt rădăcina pătrunde în sol, absoarbe apa, substanţele minerale, tulpina iese la suprafaţa pământului şi frunzele se orientează în poziţie potrivită pentru captarea energiei solare.

Sub acţiunea unilaterală a forţei de gravitaţie se creează în plantă o stare de excitaţie ce se repartizează inegal pe partea inferioară şi superioară, care va duce la o reacţie de curbare a organismului. Timpul de excitare necesar pentru a produce curbură vizibilă poartă denumirea de *timp de prezentare*.

Locul de percepere a excitaţiei geotrope a fost cercetat de către Ch. Darwin (1880), prin îndepărtarea unor porţiuni din vârful rădăcinii şi tulpinii principale puse apoi în poziţie orizontală (fig. 98).

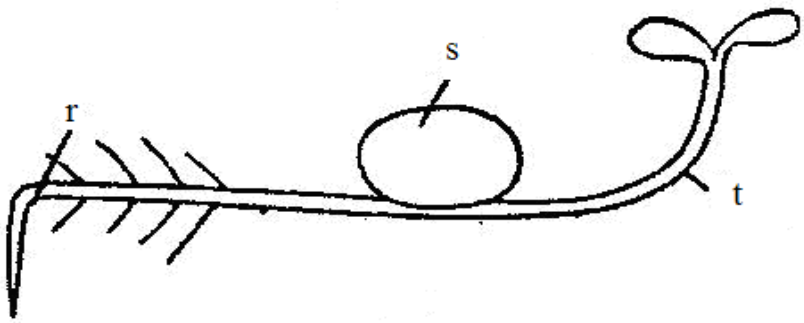


Figura nr. 98 - Curbură negativ ortogeotropă a tulpinii (t) şi pozitiv ortogeotropă a rădăcinii (r) a unei plăntuţe; s-sămânţă (d. Péterfi şi Sălăgeanu, 1972)

După modul de reacție s-a stabilit că rădăcinile principale percep excitațiile produse de forța gravitație la vârful lor, pe distanța de 3-5mm de la vârf, iar tulpinile principale pe o lungime de 10-20 mm de la vârf.

În anul 1892, Noll a arătat că excitația geotropă este percepută de către granulele din celulele parenchimatoase de la vârful rădăcinii.

În schimbul poziției plantelor apar diferențe de potențial electric, şi anume pe fața inferioară crește potențialul negativ, ceea ce va duce la o distribuire inegală a ionilor pe cele două fețe ale organelor. Urmărind acțiunea auxinei în geotropism, Holodnîi, Went, Boysen Jensen au extras, pe agar, auxină din vârfurile coleoptilelor crescute în poziție orizontală; în blocul inferior de agar se extrage o cantitate mai mare de auxină decât de pe cel superior. Problema se pune de ce la aceeaşi cantitate de auxină celulele rădăcinii reacționează într-un fel, iar celulele tulpinii în altul. Fenomenul acesta se explică prin sensibilitatea diferită a celulelor în creştere ale rădăcinii şi ale tulpinii față de acțiunea auxinei. La aceeaşi cantitate de auxină, celulele tulpinii sunt stimulate de creştere, iar ale rădăcinii sunt inhibate, ceea ce la plantele aşezate orizontal va produce curbarea rădăcinii în jos şi a tulpinii în sus.

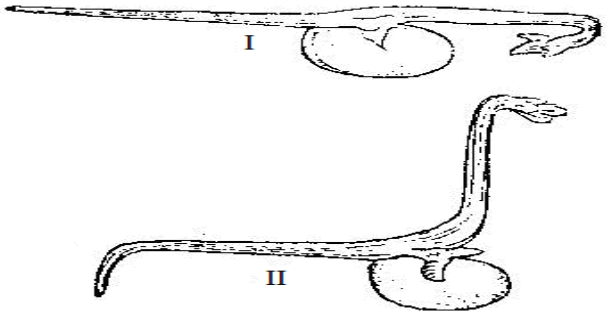


Figura nr. 99 - Etapele reacției geotropice de *Vicia faba* (d. Troll, 1961)

Plagiotropismul se constată la organele cu simetrie radiară cum sunt: frunzele, rizomii, stolonii, ramificații de ordinul I ale rădăcinii şi ale tulpinii, care reacționează prin curbare.

Rolul geotropismului în viața plantelor este foarte important, pentru că orientează organele în poziția potrivită desfăşurării normale a proceselor fiziologice.

Fototropismul. Este fenomenul de orientare a plantelor spre lumină, constituind o mişcare de creştere determinată de acțiunea unilaterală a acestui factor.

Plantele tinere în creştere, când sunt luminate unilateral, se curbează în direcția razelor de lumină.

Curburile fototropice au loc în zona de alungire a celulelor şi se pot pune în evidență introducând plante tinere într-o cameră obscură, prevăzută cu un mic orificiu pentru pătrunderea fasciculului de lumină. După câteva ore se poate vedea curbura vârfului tulpinii spre sursa de lumină, iar rădăcina se orientează în sens opus.

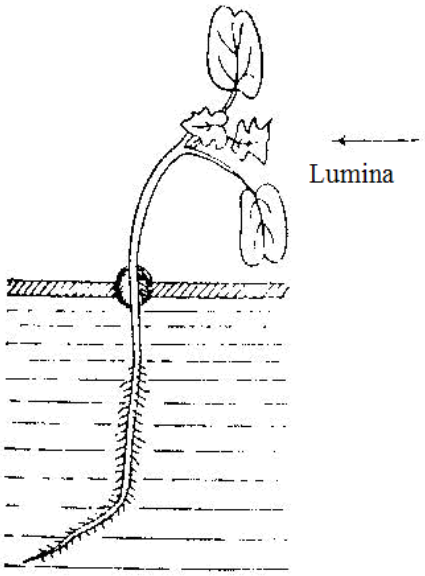


Figura nr. 100 - Orientarea organelor unei plante de muştar spre lumină
(d. Péterfi şi Sălăgeanu, 1972)

Atât rădăcina cât şi tulpina sunt paralel fototrofe sau ortofototrofe, tulpina manifestă un fototropism pozitiv, rădăcina negativ, iar frunzele - fiind plagiotrope- orientează limbul în aşa fel încât razele de lumină să cadă perpendicular pe ele aceasta ca o consecinţă a ortofototropismului pozitiv al peţiolului.

Pentru explicarea mecanismului perceperii excitaţiei luminoase s-au făcut numeroase experienţe. Unii oameni de ştiinţă acceptă ideea că lumina este percepută de citoplasma celulelor prin reacţii fotochimice realizate prin intermediul unei substanţe chimice. Cel mai puternic au reacţionat plantele la radiaţii cu lungimea de undă 440 şi 480 nm, care corespund cu spectrul de absorbţie al carotinei. La coleoptilele de ovăz, concentraţia cea mai mare de caroten se află în celulele din primii 2 mm de la vârf. Cu alte cuvinte, perceperea excitaţiilor luminoase s-ar face în vârful tulpinii.

Indiferent de poziţia plantei, frunzele (organe plagiotrope) au limbul orientat în aşa fel încât lumina să cadă perpendicular. Orientarea limbului este asigurată de peţiol, care creşte drept sau execută curburi şi torsiuni. Fenomenul acesta este determinat de acţiunea luminii, care a fost percepută de celulele limbului. Prin schimbarea poziţiei plantei se schimbă şi poziţia unor frunze; după scurt timp frunzele tinere orientează limbul în poziţie normală.

Fenomenul de fototropism este de mare importanţă pentru plante, determinând orientarea frunzelor spre lumina optimă. Între acţiunea forţei de gravitaţie şi acţiunea luminii există o sincronizare care asigură orientarea generală a platelor în natură.

Chemotropismul. Curburile determinate de acţiunea unor substanţe chimice poarte denumirea de chemotropism. Când curbarea se face spre partea cea mai concentrată a soluţiei chemotropismul este pozitiv, iar când organul în creştere se curbează, evitând o soluţie, chemotropismul este negativ. Cercetări asupra chemotropismului s-au făcut cu hifele ciupercilor, cu tuburi polenice şi cu rădăcini constatându-se că hifele ciupercilor prezintă un chemotropism pozitiv faţă de zaharoză, asparagină, peptonă şi săruri de amoniu şi un chemotropism negativ faţă de acizi, alcooli şi unele săruri (KNO_3, $MgSO_4$). Tot chemotropism pozitiv au şi tuburile polenice, care

cresc prin stil spre ovar şi pătrund în ovul orientându-se spre locul unei anumite substanţe chimice secretate de acesta.

În desfăşurarea chemotropismului hifelor de ciuperci şi al tuburilor polenice nu se cunoaşte mecanismul de percepere a excitaţiei chimice şi al reacţiei la acesta. La rădăcini apar curburi chemotropice când sărurile minerale se află în concentraţii diferite pe cele două feţe opuse. De obicei, curburile chemotrope la rădăcini apar numai în cazul soluţiilor electrolitice. Faţă de neelectrolite rădăcinile nu sunt sensibile. Ar fi posibil ca sărurile minerale şi în mod deosebit cationii să producă în rădăcini diferenţe de potenţial electric, astfel că, în realitate, să aibă loc un lectrotropism.

Electrotropismul. Rădăcinile plantelor, prin care trece transversal un curent electric, de câţiva milivaţi, se curbează şi devin concave. Coleoptile de ovăz, care au fost supuse unui curent electric continuu transversal lângă vârf vor continua să crească, reacţionând printr-o curbură spre polul pozitiv. Curentul electric în plantă produce o polaritate şi ca urmare la polul negativ se va acumula o cantitate mai mare de anioni ai auxinei, care vor stimula creşterea în lungime a celulelor, ceea ce va produce curbarea organului.

Higrotropismul. Este o mişcare de creştere determinată de acţiunea unilaterală apei. Orientarea organelor spre locurile mai umede se face prin reacţii higrotropozitive şi este întâlnită la rădăcini şi rizoizi.

Curburile pe care le face rădăcina de mazăre se datoresc factorului apă, zona perceperii diferenţei de umiditate este în vârful rădăcinii şi se poate evidenţia prin acoperirea cu hârtie umectată. Reacţia are loc la nivelul zonei de alungire a celulelor. Învelind zona de alungire cu hârtie umectată şi lăsând vârful rădăcinii liber, se constată că rădăcina creşte, executând curbarea hidrotropă. Rădăcinile plantelor reacţionează în atmosfera solului cu o umiditate cuprinsă între 80 şi 100%. S-a constatat că reacţiile hidrotrope sunt mai puternice decât cele geotrope.

Hidrotropismul are mare importanţă pentru viaţa plantelor, deoarece se poate orienta spre sursele de apă.

Tigmotropismul. Este mişcarea unor organe ale plantelor, provocată de atingerea de un obiect. Cel mai bun exemplu de tigmotropism se găseşte la cârceii de viţă de vie. Aceştia au o creştere intensă astfel că în timpul unei zile un cârcel poate dubla lungimea sa . În decursul creşterii intense, cârcelul execută mişcări de răsucire, descriind un con răsturnat. Găsind în timpul creşteri un suport, cârcelul execută o mişcare de circumferinţă, răsucindu-se pe suport şi în felul acesta ajutând la susţinerea tulpinii agăţătoare. S-a constatat că sensibilitatea maximă a cârcelului este pe faţa inferioară şi pe feţele laterale, faţa superioară fiind mai puţin sensibilă.

La plante (*Clematis*, *Tropaeolum*), tigmotropismul se observă la peţiol, iar la *Vanilla* şi *Syngonium podophyllum* la rădăcinile adventive. Tigmotropsmul, atât la cârcei cât şi la rădăcini şi peţiol, constă dintr-o creştere inegală a celulelor de pe diferite părţi ale organului. Acest fenomen se poate reduce prin excitanţi mecanici, ca: temperatura ridicată sau scăzută, răniri, curent electric etc.

Excitaţia mecanică este percepută numai dacă are o anumită intensitate. Cârceii celor mai multe plante nu au un organ special pentru perceperea excitaţiei. La Curcubitaceae s-a constatat prezenţa unor celule epidermice care au peretele exterior mai subţire. În acest loc, protoplasma se apropie suprafaţa organului. În protoplasma acestor celule s-a observat prezenţa unor granule, bastonaşe, cristale, care ar participa la transmiterea impulsurilor venite de la membrană. Excitaţia se transmite la celule profunde

ale cârcelului, având un sens acropetal şi bazipetal, pe o distanţă de 1-2 cm. În locul de atingere a excitantului se produce o intensificare a creşterii pe faţa convexă curbându-se pe suport în formă de spirală (fig. 101).

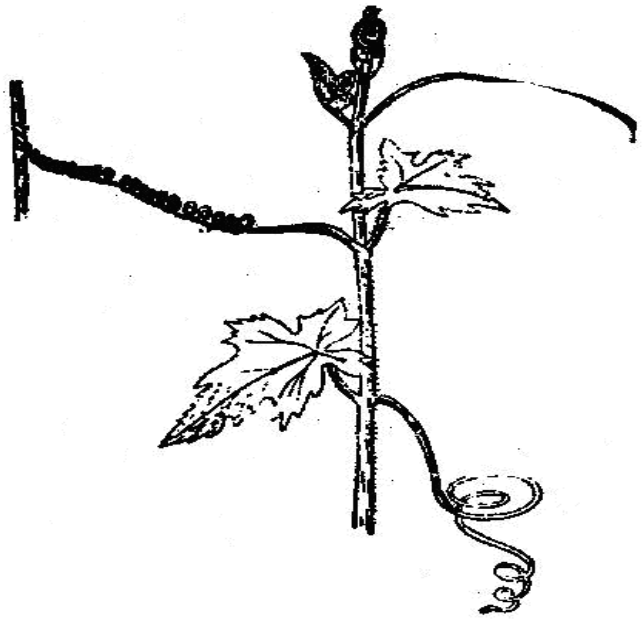


Figura nr. 101 - Cârcelul de *Bryonia dioica* (d. Boldor şi colab., 1981)

În natură, excitaţiile se repetă la intervale la intervale de timp nu prea lungi şi sunt produse de vânt care determină atingerea cârcelului de suport, acesta încolăcindu-se de suport. S-a observat că există o porţiune din cârcel cu spirale într-un sens şi jumătate în alt sens, ceea ce imprimă o rezistenţă mai mare la acţiunea vântului.

9.2.2.2. Nastii

Mişcările de creştere neorientate, determinate de acţiunea uniformă a unor factori fizici sau chimici poartă denumirea de *nastii.* Spre deosebire de tropisme, nastiile sunt mişcări provocate de factori cu acţiune difuză, ca: schimbarea temperaturii sau intensităţii luminii. Aceste mişcări se constată la organe cu simetrie dorsoventrală şi se realizează prin modificarea intensităţii creşterii sau prin modificarea turgescenţei celulelor pe două feţe opuse. În cazul în care creşterea este mai rapidă pe partea superioară a organului se va produce o *epinastie*, care determină deschiderea mugurilor, a florilor. Dacă creşterea este mai rapidă pe faţa inferioară se produce o *hiponastie*, care provoacă la unele flori închiderea învelişului floral.

Nictinastiile sunt provocate de alternanţa zilei cu noaptea. Foarte multe flori îşi închid noaptea corola iar dimineaţa o deschid (de exemplu florile de in, păpădie etc). La unele leguminoase poziţia frunzelor se schimbă odată cu trecerea de la noapte la zi. Prin faptul că mişcările de închidere şi mai ales de deschidere a corolei se fac cu mare regularitate.

Mişcările fotonastice de închidere ale stomatelor produc încetarea fotosintezei şi a transpiraţiei, iar mişcările fotonastice ale frunzelor, în timpul zilei sunt favorabile

îndeplinirii fotosintezei. După unii autori, poziția verticală a limbului frunzei în timpul nopții ar avea rolul menținerii unei anumite temperaturi în jurul tulpinii.

Tigmonastiile şi *chemonastiile* sunt mişcările unor organe ale unor specii de plante, provocate de atingerea lor sau prezența unor substanțe chimice. La planta de *Drosera rotundifolia*, atingând un tentacul în porțiunea sa glandulară, piciorul său se îndoaie, se curbează spre interiorul frunzei (fig. 102).

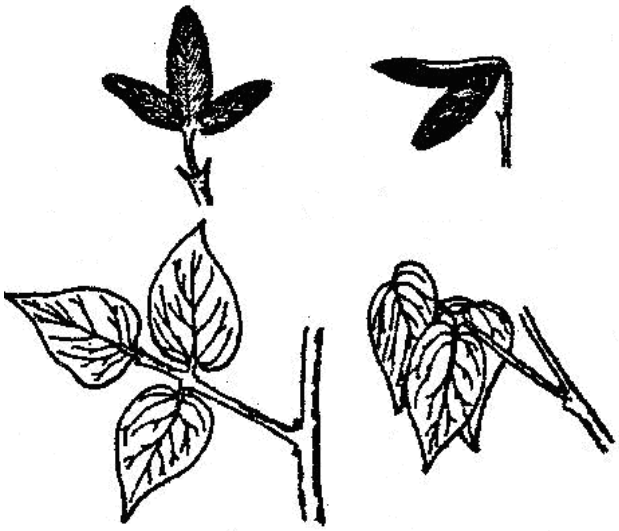


Figura nr. 102 - Mişcări nictinastice la frunze (d.Boldor şi colab., 1983)

Excitațiile sunt produse de obiecte solide sau de insecte. Perceperea excitației tactile are loc la nivelul glandei. La glande, peretele extern al membranei este îngroşat neuniform, iar protoplasma se prelungeşte acele neregularități. Reacția constă în curbarea tentaculului, determinată de alungirea feței exterioare. Mişcarea tentaculului poate fi provocată şi de sărurile minerale cu azot sau chiar de acizii aminici. În acest caz, mişcarea poartă denumirea de chemonastie.

Seismonastii. La unele plante, la atingerea unui obiect solid, filamentele staminelor, lobii stigmatelor, perii senzitivi de pe frunze sau chiar limbul foliar se lasă în jos. Aceste mişcări, provocate de excitații mecanice, se numesc seismonastii.

La *Mimosa pudica*, atingerea plantei este urmată de lăsarea frunzelor în jos. După un timp scurt apare o mişcare de revenire, executată cam într-un ¼ până la ½ de oră. Reacția poate fi provocată şi înainte ca frunza să revină. La plantele de Mimosa, seismonastiile pot fi provocate şi de arderea cu un chibrit, de substanțe chimice, de curenții electrici continui sau alternativi (fig.103).

Figura nr. 103 - *Mimosa pudica* cu frunze în poziție normală (a) şi în urma unei excitații (b) (d. Péterfi şi Sălăgeanu, 1972)

În general, după o reacție, planta intră într-o fază refractară, în care au loc fenomene de refacere a organismului. După unii cercetători, excitantul ar determina biosinteza unei substanțe de excitație, care se transmite prin apa din vasele de lemn până la pulvinulele ce se află la baza peţiolului. Aici are loc creşterea permeabilității membranelor plasmatice pe jumătatea inferioară, ceea ce duce la scăderea turgescenței celulelor. Această stare va duce la lăsarea frunzei în jos. Mişcarea de revenire a organelor plantei la starea inițială are loc în urma refacerii permeabilității membranelor şi hidratării celulelor.

Filamentele staminelor de *Berberis vulgaris* când sunt atinse de insecte, se curbează brusc, atingând antera de stigmat. Sensibilitatea mare a filamentului este la baza sa, pe fața internă, în vecinătatea unei nectarii. Excitația este transmisă numai în lungul filamentului respectiv, nu şi la cele vecine.

La planta carnivoră *Dioica muscilola*, frunzele prezintă pe margine peri senzitivi ce au la bază un pedicel, pe care se află celule senzitive. Peretele extern al acestor celule are nişte articulații. Pe celulele senzitive se află celule parenchimatice cu pereții îngroşați. Când un asemenea păr este atins produce o îndoire a sa la nivelul articulațiilor. Excitația se transmite la celulele de pe fața inferioară a mezofilului frunzei de lângă nervura mediană. Când cele două jumătăți de frunze se apropie, dinții marginali se îmbucă, nepermițând ieşirea insectei.

9.2.2.3. Nutații

La plantele fixate de substrat se întâlnesc mişcări autonome şi mişcări induse. Mişcările autonome sunt determinate de factorii interni ai plantei, având loc atunci când

factorii mediului extern sunt constanți. Asemenea mișcări poartă denumirea de nutații. Există nutații efemere și nutații periodice.

Nutații efemere se produc o singură dată în viața plantei. Exemplu de nutație efemeră este îndepărtarea cotiledoanelor în timpul germinării semințelor, acestea luând poziția orizontală. La deschiderea mugurilor foliali și florali are loc o mișcare determinată de creșterea mai intensă a primordiilor florale pe fața internă tot printr-o nutație efemeră.

Nutații periodice sunt mișcări executate de vârful tulpinii și de vârful rădăcinii în jurul unui ax central. Aceste mișcări se mai numesc și circumnutații; ele se realizează în zona de alungire a celulelor și rezultă prin deplasarea succesivă a intensității creșterii celulelor de jur împrejurul axei centrale a organului respectiv. Exemple de circumnutații sunt mișcările tulpinilor plantelor volubile. Aceste plante au tulpini relativ flexibile, pentru că țesutul mecanic este mai slab dezvoltat și de aceea susțin mai greu frunzele. În cazul în care în apropierea lor este un suport, se încolăcesc în jurul acestuia, orientând frunzele spre lumină. Există plante volubile la care tulpina circumnutează atât spre stânga, ct și spre dreapta (de exemplu, o liliacee exotică numita *Bowiea volubilis*).

Fasolea urcătoare și zorelele circumnutează spre stânga, în timp ce hameiul execută această mișcare spre dreapta (fig. 104).

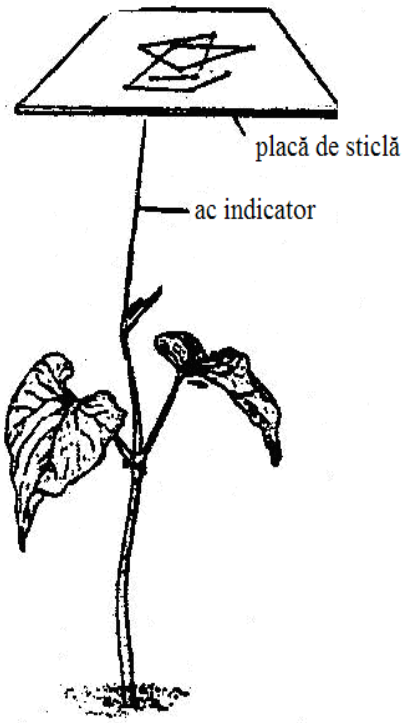


Figura nr. 104 - Demonstrarea mișcărilor de circumnutație în creșterea tulpinii de fasole (d. Milică și colab., 1982)

La executarea circumnutațiilor nu intervine nici lumina și nici forța de atracție a Pământului. Mișcarea de circumnutație este autonoma și constă într-o apropiere și depărtare ritmică a vârfului tulpinii de suport. Deplasarea succesivă a intensității creșterii de jur împrejurul axei centrale a tulpinii se explică printr-o repartizare neuniformă a auxinei. Când tulpina circumnutantă se află în poziție oblică sau orizontală, sub influența gravitației auxina se deplasează transversal în jumătatea inferioară.

9.2.3. Mișcările plantelor libere

Algele verzi şi albastre, diatomeele, flagelatele şi bacteriile se deplasează cu întregul corp, iar la criptogamele vasculare şi la gimnosperme se mişcă numai gameţii sexuali, de la ambele sexe. Mişcările plantelor libere se realizează în diferite moduri şi au rolul de a deplasa plantele spre locuri mai favorabile vieţii. Mişcările plantelor libere poartă denumirea de *tactisme* şi după factorul care le provoacă li s-a dat denumirea de chemotactisme, aerotactisme, higrotactisme, fototactisme, termotactisme.

Chemotactismul microorganismelor faţă de glucoză, lactoză, zaharoză, asparagina este pozitiv, iar faţă de salicilatul de sodiu este negativ.

Fototactismul este mişcarea de deplasare a microorganismelor mobile spre locurile cu o luminozitate optimă pentru efectuarea fotosintezei. De exemplu algele verzi mobile au spre extremitatea anterioară o pată oculară sau stigmă, care conţine caroten şi se pare că ar avea rol în perceperea luminii.

Termotactismul poate fi observat la mixomicetele *Fuligo varians*. Dacă se pune pe o bucată de hârtie de filtru o porţiune de plasmodiu şi se introduce un capăt în apă rece şi altul în apă caldă se constată deplasarea sa spre apă caldă.

9.2.4. Rolul mişcărilor în viaţa plantelor

Mişcările pasive au rol în răspândirea seminţelor sau a sporilor, contribuind la perpetuarea speciilor şi la menţinerea arealului lor.

La plantele libere, tactismele permit deplasarea lor spre zonele în care valoarea unor factori ai mediului (lumină, temperatură, umiditate, nutrimente) le este mai convenabilă.

La plantele superioare, mişcările provocate de direcţia de acţiune a unor excitanţi din mediul extern (tropismele) determină orientarea organelor într-o manieră care să le permită utilizarea mai bună a diferiţilor factori.

Nictinastiile şi termonastiile permit protejarea părţilor mai sensibile ale florilor (androceul şi gineceul), iar altele favorizează procesul de polenizare.

Capitolul 10

STAREA DE REPAUS LA PLANTE

Plantele în dezvoltarea lor ontogenetică, trec printr-o activitate de activitate fiziologică intensă şi printr-o perioadă de viaţă lentă (repaus). În climatul temperat, starea de repaus se datoreşte alternării perioadelor calde cu perioadele reci. Repausul este reacţia, caracterizată prin scăderea intensităţii proceselor metabolice sub acţiunea factorilor nefavorabili. Perioada de repaus este trecută de unele plante, ca cerealele de toamnă, cu întreg organismul lor. Pentru majoritatea plantelor anuale parcurgerea perioadei de repaus se face prin muguri şi seminţe, iar pentru unele plante prin bulbi, rizomi, rădăcini îngroşate. Ciclurile anuale ale viţei de vie şi ale pomilor (arbori, arbuşti) din climatul temperat se caracterizează prin interpunerea unei perioade de repaus, trecută prin muguri şi ţesutul cambial.

10.1. Repausul biologic şi repausul forţat

Ca tipuri principale de repaus se disting: repausul biologic, obligatoriu, numit şi repaus endogen, organic şi repausul impus numit şi repausul forţat.

Repausul biologic. Este o însuşire ereditară a plantelor ca rezultat al adaptării la condiţiile nefavorabile, fiind provocat de acumularea în ţesuturi a substanţelor inhibitoare de creştere şi de scădere bruscă a conţinutului în auxine.

Repausul biologic se caracterizează printr-o activitate vitală foarte scăzută (respiraţie, transpiraţie, activitate enzimatică). Procesul creşterii încetează complet şi nu poate fi reluat de regulă, nici când condiţiile externe devin favorabile; la plantele lemnoase trecute în seră în lunile noiembrie şi decembrie mugurii nu cresc, deoarece nu au parcurs starea de repaus biologic, obligatoriu.

Intrarea în repaus se realizează în diferite momente; plantele efemere şi efemeroide intră în repaus primăvara, ceapa şi usturoiul intră în repaus vara, iar speciile lemnoase şi vita de vie intră în repaus toamna, după îngălbenirea şi căderea frunzelor.

Inducerea repausului este determinată, în principal, de sinteza şi acumularea acidului abscisic, care are o acţiune inhibitoare asupra unor sinteze; este blocată sinteza hormonilor de creştere, a acizilor nucleici şi a proteinelor. Acest moment este precedat de migrarea rezervelor de N, P şi glucide din frunze către celelalte.

La pomi şi vita de vie, intrarea în stare de repaus biologic este precedată de o etapă de repaus, care are loc la sfârşitul perioadei de vegetaţie şi se caracterizează prin modificări legate de maturarea lăstarilor, scăderea procentului de apă liberă şi totală, acumularea unor cantităţi mari de amidon etc. În funcţie de specie şi de soi, plantele lemnoase intră în repaus biologic toamna, mai devreme sau mai târziu. La vita de vie, intrarea în repaus este pregătită, ca şi la pomi, printr-o acumulare masivă de amidon în coardele mature şi în lemnul multianual. Hidroliza amidonului de rezervă în părţile aeriene ale plantei are loc în perioada 10 octombrie - 15 noiembrie.

Repausul forţat. Este determinat de condiţiile nefavorabile de mediu (temperatură, lipsă de apă, oxigen) din lunile ianuarie şi februarie. Plantele pot trece la starea de viaţă activă numai dacă temperatură depăşeşte pragul biologic, cu valori specifice pentru fiecare specie şi soi. Ieşirea din repaus forţat are loc ca urmare a

reducerii treptate a acidului abscisic, a inducerii sintezei stimulatorilor de creştere şi a acizilor nucleici, precum şi a intensificării activităţii enzimatice.

În natură se mai întâlnesc şi alte tipuri de repaus ca *repausul relativ, repausul secundar sau indus, periodic, aparent.*

10.2. Repausul mugural

La plantele lemnoase şi unele plante erbacee (bulboase, tuberculifere etc.) repausul este realizat de către muguri. Procesul mugurilor constituie un proces de adaptare la condiţii nefavorabile din timpul iernii.

La unele specii de plante, cum sunt cerealele de toamnă, arborii şi arbuştii, vița de vie, inducerea repausului la muguri este determinată de temperatură scăzută şi de durata de iluminare zilnică, ce determină modificări în echilibrul hormonal. Cercetările au scos în evidenţă rolul temperaturilor scăzute în biologia arborilor şi arbuştilor, care necesită anumite cerinţe faţă de frig.

Vegis a arătat relaţia care există între fotoperioadă şi durata repausului la muguri; zilele scurte şi fotoperioadele de zi scurtă determină încetarea creşterii, iar fotoperioadele de zi lungă determină creşterea vegetativă. G. Klebs a dovedit că lumina continuă împiedică intrarea în starea de repaus, iar scurtarea zilelor grăbeşte acest proces.

Reglarea repausului este dată de raportul dintre stimulatori şi inhibitori. Frunza este organul sensibil la acţiunea inhibitorilor, de la care impulsul este transmis spre apex. Sub acţiunea zilelor scurte şi a nopţilor lungi are loc migrarea inhibitorilor din frunze în muguri, unde se acumulează şi induce starea de repaus. Teoria cu privire la relaţia dintre inhibitori şi perioada de repaus a mugurilor a fost confirmată printr-o serie de cercetări; la mugurii unor plante lemnoase, odată cu parcurgerea repausului, scade cantitatea de inhibitori endogeni

10.2.1. Modificări în timpul repausului mugurilor

Starea de repaus a mugurilor se caracterizează printr-o serie de modificări fiziologice şi biochimice care au loc în ţesuturi, iar profunzimea lor se corelează cu capacitatea de rezistenţă la ger a pomilor.

Modificările citologice vizează starea fizică a protoplasmei; are loc creşterea vâscozităţii plasmei şi trecerea ei la starea de hidrogel coloidal, sporeşte conţinutul în apă legată şi se pierde o parte din apa liberă prin transpiraţie, la nivelul lenticelelor şi a cuticulei. Tot sub aspect citologic apar modificări, ca individualizarea protoplasmei celulelor (plasmoliza de iarnă), când se reduc la maximum schimburile dintre celule.

Procesele fiziologice sunt mult încetinite, respiraţia se diminuează, ca urmare a limitării pătrunderii O_2 şi a blocării activităţii enzimatice prin întreruperea formării complexului enzimă-substrat. De asemenea, este diminuată activitatea unor enzime, ca: amilaza, invertaza, catalaza, peroxidaza, fosfataza.

În timpul repausului au loc modificări în conţinutul substanţelor organice de rezervă; sporeşte conţinutul de glucide solubile rezultate prin hidroliza enzimatică a amidonului. Glucidele solubile au rol deosebit de important în sporirea rezistenţei plantelor la condiţii nefavorabile, prin creşterea concentraţiei sucului vacuolar, evitând

astfel coagularea ireversibilă a protoplasmei. La intrarea în repaus, unele plante (nuc, tei etc.) acumulează în organele vegetative lipide, la exteriorul protoplasmei, şi prin aceasta se reduce permeabilitatea pentru apă şi gaze; o anumită limitare a absorbţiei O_2 poate induce repausul la muguri.

În timpul repausului are loc scăderea conţinutului în acizi nucleici (ARN, ADN); sinteza ARN este limitată de ADN, întrerupând procesul creşterii.

Multiplele modificări care au loc în muguri în timpul repausului pledează pentru reacţia adaptativă a plantelor la condiţiile externe nefavorabile.

10.2.2. Ieşirea din repausul mugural

După parcurgerea repausului biologic are loc ieşirea plantelor din această stare, proces ce se realizează eşalonat, în funcţie de specie şi de durata repausului. Lăstarii tineri trec printr-un repaus mai puţin profund decât cei vârstnici. Mugurii floriferi au repausul biologic mai puţin profund decât vegetativi. Ţesuturile interne trec, de asemenea, printr-un repaus mai puţin profund decât cele externe.

În condiţiile climatului temperat, durata repausului este impusă de menţinerea condiţiilor nefavorabile, în special a temperaturilor scăzute, faţă de care prezintă sensibilitate diferită. Dintre pomi, migdalul necesită cel mai mic număr de zile pentru parcurgerea repausului biologic, după care urmează prunul, caisul, piersicul, cireşul şi mai mult mărul, părul şi alte specii lemnoase. Temperaturile joase, apropiate de 0^0C, favorizează la unii muguri (cais, piersic, etc.) diviziunea celulară, dar nu şi alungirea celulelor.

A. Vegis distinge trei tipuri de muguri, în funcţie de adaptarea lor la diferite grade de temperatură:

- muguri care cresc numai la temperaturi scăzute (cais, piersic, cireş);
- muguri care cresc numai la temperaturi ridicate (30^0C), ca cei ai tuberculului de cartof;
- muguri care cresc la temperaturi medii; aici se încadrează majoritatea plantelor lemnoase.

După ieşirea din repaus, mugurii devin sensibili la acţiunea factorilor nefavorabili şi îndeosebi la temperaturi extreme.

Ieşirea din repausul biologic la mugurii pomilor fructiferi se poate aprecia după:

- creşterea în volum a ţesuturilor staminelor şi ale pistilului;
- desprinderea stratului tapet de ţesutul tranzitoriu, ca rezultat al consumului substanţelor de rezervă de către celulele sporogene din sacii polinici, care se transformă treptat în celulele-mamă ale grăunciorilor de polen. Aceste modificări citologice au loc după 3-4 zile cu temperaturi superioare pragului biologic al speciilor şi precede microsporogeneza.

Pe tot parcursul repausului, la sâmburoase ovulele rămân sub formă de primordii; după ieşirea din repaus, au loc unele modificări biochimice şi fiziologice care pregătesc reintrarea în stare de viaţă activă.

10.3. Repausul seminal

Repausul seminţelor se realizează sub influenţa factorilor interni şi externi şi apare în timpul maturării fiziologice fiind, în esenţă, repausul embrionului.

La 25% din speciile lemnoase şi erbacee, seminţele au capacitatea să germineze imediat după recoltare, dacă sunt semănate în condiţii favorabile. La celelalte specii, seminţele trebuie să treacă printr-o anumită perioadă de repaus, pentru a deveni capabile să germineze. Odată instalat repausul biologic, seminţele nu pot trece la activitatea vitală intensă, chiar dacă condiţiile sunt favorabile.

10.3.1. Tipuri de repaus la seminţe

Seminţele diferitelor specii au perioade de repaus cu durate variate, ca rezultat al unor cauze interne: impermeabilitatea învelişurilor seminale, starea fiziologică a embrionului, existenţa inhibitorilor în ţesuturi. În dependenţă de aceşti factori, repausul biologic al seminţelor poate fi de natură tegumentară, embrionară şi hormonală

Repausul tegumentar este dat de natura şi structura tegumentului seminal, care îi imprimă un anumit grad de impermeabilitate pentru apă şi gaze. Unele specii de plante din familia leguminoaselor au tegument tare şi impermeabil şi din această cauză, pătrunderea apei se realizează îndeosebi prin hil (trifoi roşu, trifoi târâtor etc.).

Impermeabilitatea tegumentului seminal pentru apă se întâlneşte la salcâmul alb, ienupărul de Virginia, teiul american. La multe specii de arbori (frasinul american, pinul strob) impermeabilitatea se manifestă relativ şi pentru oxigen. A Vegis presupune că la temperaturi ridicate permeabilitatea scăzută pentru O_2 duce la respiraţia anaerobă, care are drept efect formarea substanţelor cu rol inhibitor, ce induce starea de repaus a seminţelor.

Repausul embrionar este dat de starea fiziologică a embrionului, nematurat fiziologic. La unele specii de plante (frasinul comun. Pinul european, numeroase rosacee, stejarul roşu etc.) embrionul nu se maturează suficient şi are nevoie de o anumită perioadă de postmaturare, ceea ce imprimă starea de repaus embrionar.

La unele seminţe (de măr, păr, viţă de vie, jneapăn etc) se întâlneşte un *repaus psichrolabil*; ieşirea din repaus a embrionului se realizează repede, la temperaturi scăzute în asociere cu condiţii de umiditate, ceea ce constituie baza teoretică a procesului de stratificare a seminţelor în practica pomicolă. Repausul psichrolabil poate cuprinde tot embrionul sau numai cotiledoanele (*repaus epicotilar*). La *Impatiens balsamina,* starea de repaus a embrionului se suprimă prin uscare (*repaus xerolabil*).

Embrionul în stare se repaus nu mai creşte, iar activitatea fiziologică este foarte scăzută. Procesul creşterii nu are loc deoarece ADN-ul nu se autoreproduce, ARN-mesager şi enzimele nu se sintetizează, iar proteosinteza încetează, ca urmare a suprimării sintezei ATP, furnizorul de energie chimică.

Procesul respiraţiei se reduce la minimum datorită impermeabilităţii pentru gaze a învelişurilor embrionului şi întreruperii complexului enzimă-substrat respirator, prin interpunerea lipidelor.

Repausul hormonal este declanşat de prezenţa inhibitorilor germinaţiei în ţesuturile fructului, tegumentului seminal, endosperm, embrion. Existenţa inhibitorilor endogeni în ţesuturile care înconjoară embrionul a fost confirmată prin experienţe la diferite seminţe (stejar roşu, frasin, mesteacăn etc.)

Substanţele inhibitoare care menţin repausul seminţelor şi frânează germinaţia aparţin mai multor grupe de substanţe: o primă grupă este constituită dintr-un amestec de

acizi organici (malic, tartric, citric) cunoscuți sub numele de blastocoline, prezenți în pulpa fructelor, unde împiedică germinarea semințelor. În tegumentul seminal la prunoidee sunt prezente heterozide cianogene, cu rol inhibitor. În funiculul silicvei de muştar alb se află un heterozid cu sulf, la care gruparea activă este izotiocianul (— N = C = S) din cauza căruia semințele nu germinează decât numai după desprinderea funiculului. La cariopsele proaspete de cereale acționează ca inhibitor aldehida acetică şi salicilică. La unele fructe, inhibarea germinației este determinată de prezența lactonelor din pulpă, unii acizi fenolici (acid cinamic, cofeic, cumaric, ferulic, salicilic), unii alcaloizi şi esențe volatile.

10.3.2. Ieşirea din repaus a semințelor. Germinarea

Ieşirea din repaus a semințelor trebuie corelată cu acțiunea temperaturii, umidității, luminii şi a aerisirii.

La unele specii de (măr, piersic, etc), semințele necesită pentru ieşirea din repaus temperaturi joase, de 0-5^{0}C, timp de 1-4 luni, după care sunt capabile să germineze la temperaturi de 20^{0}C. Aceste cerințe pentru temperaturi joase sunt satisfăcute prin stratificarea semințelor pe o durată de 1-4 luni, când se înlătură inhibitorii din tegument şi embrion şi se sintetizează citochinice şi gibereline, stimulatori ai creşterii.

Germinația semințelor reprezintă un ansamblu de modificări morfologice, anatomice, biochimice şi fiziologice complexe, care permit trecerea embrionului de la starea de repaus sau latență biologică la starea de viață activă.

Longevitatea facultății germinative. Pentru germinare, semințele trebuie să posede o anumită capacitate sau facultate germinativă, care este condiționată de o serie de factori interni şi externi (gradul de vătămare a seminței, vechimea sau durata de păstrare, atacul unor paraziți vegetali şi animali sau starea sanitară a seminței, formarea şi maturarea embrionului seminței).

În funcție de durata de timp cât se păstrează capacitatea germinativă, semințele se împart în trei grupe de longevitate:

- *semințe microbiotice,* care au o longevitate scurtă: câteva zile sau săptămâni (*Salix*, *Populus*, *Betula*, *Sacharum officinarum*, *Tilia*, *Hevea*, *Citrus*) un an (*Arachis*) doi ani (*Allium cepa*, *Zea mays*, *Scorzonera hispanica*) sau trei ani (*Pisum sativum*, *Phaseolus vulgaris*);

- *semințele mezobiotice*, cu longevitate cuprinsă între 4 şi 15 ani, cum sunt cele de *Rumex*, *Lens esculenta*, Sinapis (4 ani), de *Daucus*, *Spinacia* (5ani), de *Beta vulgaris*, *Curcubita pepo*, *Vicia faba* (6 ani), de *Cucumis sativum*, *Cichorium intybus* (10 ani), de *Digitalis lanata* şi D. *purpurea* (15 ani);

- s*emințele macrobiotice*, care pot germina după păstrare în repaus forțat timp îndelungat, uneori chiar peste două sute de ani. Experiențe cu semințe păstrate în condiții artificiale, aflate în repaus forțat, în stare uscată şi la temperatură moderată, au arătat că semințele de *Cylisus biflorus* pot germina după 84 ani de păstrare, semințele de *Leucaena leucophaea* după 99 ani, de *Cassia bicapsularis* – 115 ani, semințele de *Cassiamultijuga* -158 de ani, iar cele de *Nelubium speciosum* din *Nympheaceae* pot germina după 250 de ani, de păstrare.

Condițiile externe ale germinării seminței. Pentru germinarea seminței sunt necesare anumite condiții externe (apa şi oxigenul în cantități suficiente, temperatura între anumite limite, lumina sau întunericul).

Umiditatea solului. Este o condiție obligatorie a germinării. Influența apei asupra germinării este deosebit de evidentă, întrucât semințele pot fi conservate timp îndelungat în stare de repaus forțat datorită lipsei de apă. Apa îmbibă tegumentul seminal, care devine ușor permeabil pentru apă, O_2 și CO_2; pătrunde în sămânță atât în stare lichidă, cât și în stare de vapori. În continuare are loc o rapidă absorbție a apei de către embrion, care își modifică conținutul în apă de la 8- 12% la aproximativ 120% din substanța uscată.

Inițial, conținutul în apă al endospermului este mult mai scăzut și el se mărește predominant pe calea imbibiției coloizilor plasmatici hidrofili, care anterior se aflau în stare de deshidratare înaintată. Valoarea forței de imbibiție a semințelor uscate de cereale (amidonoase) și de leguminoase (albuminoase) este cuprinsă între 1000 și 1300 de atmosfere. Ca urmare, coloizii plasmatici trec în stare de hidrozol, are loc dispersia lor, se acumulează apa liberă în celule, se activează sistemele enzimatice hidrolizate care descompun rezervele organice, se intensifică respirația celulară. Fenomene specifice stării de viață activă și treceri seminței la germinare.

Cantitatea de apă necesară germinării semințelor este cunoscut sub denumirea de *apă de germinare*, iar cantitatea maximă de apă pe care o poate fixa sămânța poartă denumirea de *putere absorbantă a seminței*. Aceasta din urmă variază funcție de specie: ricin 28-65%, porumb 50-65%, mazăre 110-133%, lupin alb 142-170%, bob 154-187%.

Aerația solului. Influența oxigenului din mediul extern asupra germinării seminței este evidentă; sub influența lui reacțiile de degradare a rezervelor și de noi sinteze la nivelul celulelor în diviziune și în creștere decurg foarte intens, paralel cu activitatea respiratorie. Efectul dăunător al inundațiilor se manifestă asupra germinării semințelor prin aerația slabă, defectuoasă, în solurile grele și tasate, unde se adaugă și efectul negativ al produșilor de respirație anaerobă. De aceea, se impune mobilizarea solului înainte de semănat în vederea asigurării unei bune aerisiri a stratului arabil, creând astfel condiții optime pentru germinare.

Temperatura influențează germinarea semințelor în mod diferit funcție de specia de plante și de adaptarea plantelor pe parcursul evoluției lor filogenetice.

Germinarea semințelor are loc între anumite limite de temperatură. Se distinge o temperatură minimă, considerată limita inferioară sub care germinarea nu are loc, o temperatură maximă, ca limită superioară deasupra căreia germinarea semințelor este imposibilă și o temperatură optimă, la care intensitatea proceselor metabolice este maximă, iar proteosinteza, care stă la baza diviziunilor celulare, înregistrează un nivel ridicat. Cele trei coordonate termice variază de la o specie la alta, fiind mai ridicate la semințele care provin de la plantele de origine sudică, comparativ cu semințele plantelor de origine nordică sau din climatul temperat (tab. 11).

Tabelul nr.11.

Temperaturile de germinație la unele plante cultivate

Specia	Temperatura		
	Minimă	**Optimă**	**Maximă**
Muștar alb	0,5	27	37
In	1,8	21	28
Soia	5,0	30	40

Mazăre	2,0	30	35
Morcov	4,0	25	30
Grâu de toamnă	2,0	21	28
Porumb	9,0	33	46
Fasole	10,0	32	37
Castravete	12,0	15	40
Dovleac	13,0	33	46
Lămâi	15,0	30	40

Germinarea semințelor este mai activă sub acțiunea temperaturilor variabile, comparativ cu temperaturile constante chiar dacă sunt optime. La semințele cu repaus psihrolabil, germinarea este stimulată prin frig şi umezeală, însuşire care stă la baza procesului practic, cunoscut în horticultură sub denumirea de stratificare.

În regiunile temperate, o deosebită importanță are pentru practică cunoaşterea temperaturii minime de germinare a semințelor la diferite specii de plante de cultură, pentru că în funcție de aceasta se efectuează semănatul primăvara. Întrucât temperatura minimă de germinare variază funcție de specie, efectuarea semănatului este eşalonată pe culturi.

Efectuarea semănatului când în sol se realizează temperatura minimă de germinare a semințelor, specifică fiecărei culturi în parte este necesară deoarece aceasta constituie epoca ei optimă pentru semănat. Se cunoaşte faptul că la temperatura minimă germinarea seminței este lentă, durează o perioadă de timp mai mare, pe când temperatura optimă asigură o germinare rapidă, cu o durată de timp mult mai scurtă. La soia, de exemplu la 25^0C şi umiditatea corespunzătoare, germinarea are loc, în câteva zile, în timp de la temperatura minimă procesul decurge mai anevoios. Trebuie luată în considerare şi creşterea temperaturii în sol primăvara, astfel că tinerele plante să valorifice din plin umiditatea solului, alături de ceilalți factori de vegetație.

Lumina joacă un rol important pentru germinare, numai la semințele cu repaus fotolabil, care germinează la lumină.

Necesită lumină pentru germinarea semințelor de: *Nicotiana tabacum*, *Poa*, *Salicaria*, *Oenothera*, *Lobelia*, *Veronica*,varietăți de *Lactuca*, vâsc.

Semințele se cereale, leguminoase, *Lobelia erinus* sunt indiferente față de lumină şi ele pot germina atât la lumină, cât şi la întuneric, în timp ce semințele cu repaus scotolabil, ca cele de *Phacelia*, *Phlox*, *Nigella* germinează numai în obscuritate.

După caz, cerințele de lumină sau de întuneric pentru germinarea semințelor pot fi suprimate prin păstrarea în mediu uscat, prin scarificarea tegumentului, prin decorticare, prin expunere la acțiunea temperaturii necorespunzătoare. Pentru semințele scotolabile, temperatura de germinare este mai scăzută, iar pentru cele fotolabile, mai ridicată. Faptul că semințele aflate în repaus mult timp în sol germinează când sunt aduse la suprafața solului, prin lucrările culturale, este explicat, la unele specii, prin influența particulară a luminii.

Efectul luminii asupra germinării semințelor este legat de influența diferitelor radiații din spectru, îndeosebi de influența razelor roşii, fenomen descoperit de Borthwick, Hendricks şi col. în experiențele efectuate cu semințe de *Lactuca*.

Asupra germinării semințelor influențează şi alți factori fizico-chimici: concentrația în diferiți ioni minerali prezenți în mediu, presiunea osmotică a soluției

externe, tratamente aplicate la semințe cu ultrasunete, curent electric, pe durate de timp şi doze variabile cu specia.

Modificările biochimice şi fiziologice din timpul germinării. În timpul germinării semințelor are loc desfăşurarea succesivă a unor faze distincte cum sunt: imbibiția semințelor, hidratarea celulelor embrionului, consumul de oxigen, intensificarea activității enzimatice şi a metabolismului, inițierea diviziunii şi a alungirii celulelor, diferențierea structurală şi funcțională a celulelor şi prin aceasta diferențierea țesuturilor, creşterea conținutului în zaharuri reducătoare şi, în final, ieşirea embrionului.

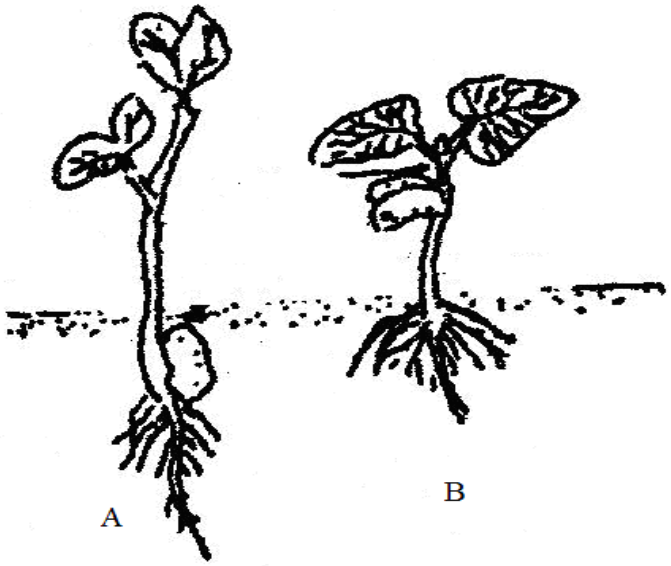


Figura nr. 105 - Germinația hipogee şi germinația epigee (d. Burzo şi colab., 1999)

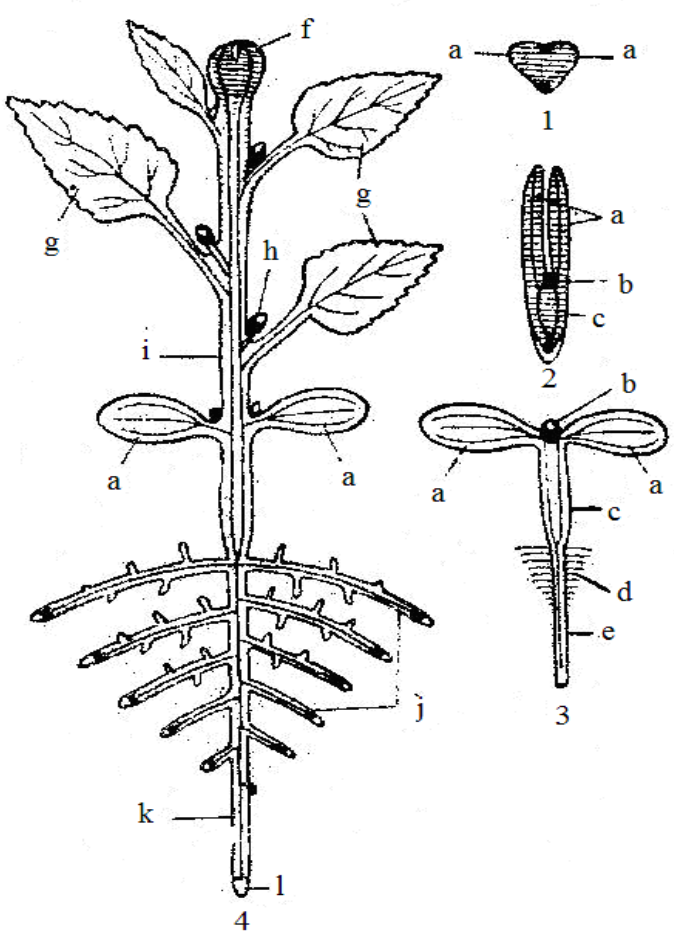


Figura nr. 106 - Etape de dezvoltare (ontogenetice) în diferențierea unei plante:
1,2 – embrion în două etape de dezvoltare; 3 – plantulă; 4 – plantă; a – cotiledoane; b – gemulă; c – hipocotil; d – perişori radiculari; e – radiculă; f – mugure apical; g – frunză propriu-zisă; h – muguri laterali; i – tulpină; j – radicele; k – rădăcină principală; l – vârf vegetativ al rădăcinii

Concomitent se produc unele modificări fiziologice şi biochimice care caracterizează ieşirea din repausul seminal şi diferitele faze ale germinației:

- creşte permeabilitatea membranelor pentru apă şi pentru gaze;
- se intensifică respirația aerobă şi reacțiile de hidroliză a rezervelor complexe acumulate în endosperm sau în cotiledoane;
- se declanşează reacțiile de sinteză a noi substanțe organice cu rol plastic în formarea protoplasmei celulelor noi formate;
- se intensifică activitatea acizilor ribonucleici (mesager, solubil şi ribozomal), în strânsă asociere cu sporirea capacității de proteosinteză a embrionului.

Cantități mari de gibereline sunt elaborate de embrion, fiind implicate în sinteza unor enzime (alfa-amilaza, proteaze, lipaze) care acționează asupra micromoleculelor de amidon, proteide şi lipide, scindându-le în glucide solubile, aminoacizi, amide. Aceşti produşi de hidroliză sunt utilizați ca substanțe cu rol plastic în alcătuirea noilor compuşi organici de structură din embrion şi din noua plantulă.

În timpul germinării semințelor se intensifică brusc procesul de respirație, având ca substrat respirator diferite substanțe organice ca: glucoza, zaharoza, rafinoza, lipidele şi, în final, proteinele.

În etapele inițiale ale germinării semințelor, mecanismul respirației decurge, în mod obişnuit, cu formarea de acid piruvic şi, în continuare, cu desfăşurarea ciclului Krebs. În timpul descompunerii rezervelor organice se formează ATP, care participă la realizarea diferitelor reacții de ansamblu, iar, prin defosforilare, rezultă energie calorică, cunoscută ca termogeneză, precum şi energie mecanică utilizată la ancorarea rădăcinii în sol.

Se consideră că germinația se desfăşoară până în momentul apariției clorofilei, când planta începe să realizeze reacții de fotosinteză şi devine autotrof - fotosintetizantă, independentă din punct de vedere trofic.

Capitolul 11

DEZVOLTAREA PLANTELOR

Spre deosebire de creştere, care este un fenomen cantitativ, de acumulare de masă vegetativă, dezvoltarea evoluției individuală a plantelor, începând cu germinația şi, trecând prin anumite etape calitative, se încheie cu înflorirea şi fructificarea. Această evoluție duce la realizarea ciclului ontogenetic şi cuprinde o serie de modificări morfologice, anatomice şi fiziologice. Aceste modificări se fac într-o succesiune riguroasă, determinată de factorii ereditari, ce se manifestă numai sub influența factorilor de mediu.

Ciclul de dezvoltare a plantelor cuprinde mai multe etape: vegetativă, generativă, îmbătrânirea şi moartea individului. Durata ciclului individual de dezvoltare la plante este foarte diferită. Astfel, la unele bacterii acest ciclu este de câteva minute, la unele talofite este de la câteva ore la câteva săptămâni, iar la unele plante superioare poate fi de sute

de ani. Ţinând cont de interdependenţa dintre perioada vegetativă şi cea reproductivă, antofitele, cuprind următoarele grupe de plante:

a) *Plante efemere,* care au ciclul de vegetaţie foarte scurt, de 5-6 săptămâni (de exemplu, *Draba verna*);
b) *Plante monocarpice,* care fructifică numai odată într-un ciclu de viaţă individual (anuale, bienale, plurienale). Plantele bienale au ciclul ontogenetic de doi ani; în primul an cresc numai vegetativ, iar în al doilea an formează flori şi fructe (varza, morcovul, sfecla etc.). Prin împiedicarea înfloritului se poate prelungi ciclul ontogenetic până la 2-3 ani. Acest fapt arată legătura cauzală, dialectică, între înflorit, fructificare şi moartea plantelor. Există şi plante monocarpice perene (Agave americana), care în Mexic înfloresc după 8-10 ani şi apoi mor;
c) *Plante policarpice,* care trăiesc mai mulţi ani (perene) şi înfloresc an de an sau la doi ani. Înflorirea plantelor perene nu este urmată de moartea lor, iar creşterea vegetativă este reluată în fiecare an, fiind urmată de înflorire (mărul,părul etc.).

Anteza (formarea florilor) cuprinde mai multe etape, şi anume: inducţia florală, în care are loc transformarea meristemului vegetativ în primordii florale; formarea mugurului floral, datorită creşterii primordiilor florale; formarea părţilor reproducătoare (polen şi ovul); deschiderea florilor. Formarea florilor cuprinde transformări organogenetice profunde la nivelul meristemului de creştere şi se realizează prin diferite fenomene de creştere, cum sunt: diviziunea, alungirea şi diferenţierea celulară, histogeneza, organogeneza şi trecerea de la viaţa latentă la viaţa activă.

În genetica moleculară, tranziţia meristemului apical de la starea vegetativă la anteză este explicată prin prezenţa ,,genelor florale", care în meristemul vegetativ sunt în stare de expresie. Aceste gene florale conţin informaţia genetică necesară pentru caracterele meristemului floral.

Imediat după tranziţia de la faza vegetativă la cea generativă, în meristemul apical urmează o etapă complexă, în care sunt diferenţiate structurile florale. Unul din momentele cele mai importante dina această fază este diferenţierea sexuală şi producerea macrosporofitelor şi microsporofitelor.

Dintre factorii externi, temperatura joasă pozitivă şi durata de iluminare zilnică (fotoperioada) au un rol primordial în procesul de dezvoltare a plantelor, constituind stadii obligatorii. Stadiul în care temperaturile joase pozitive reprezintă condiţia trecerii de la faza vegetativă la cea generativă se numeşte vernalizare (iarovizare), iar stadiul în care durata zilei de lumină este factorul determinant al dezvoltării plantelor se numeşte fotoperiodism.

11.1. Vernalizarea (iarovizarea) plantelor

La majoritatea plantelor temperaturile joase pozitive au o profundă influenţă asupra iniţierii şi dezvoltării organelor de reproducere. Plantele anuale necesită temperaturi scăzute în primele faze de creştere. Plantele bienale rămân vegetative în primul an şi înfloresc în al doilea an, dacă vor fi expuse la tratament cu temperaturi scăzute. Deoarece temperaturile joase pozitive au efect şi asupra ieşirii din repaus a mugurilor şi seminţelor (postmaturaţie). Chouard defineşte rolul fiziologic al vernalizării

ca fiind dobândirea sau accelerarea capacității de înflorire sub influența tratamentului cu temperaturi scăzute.

Prin cercetările lui T.D. Lîsenko, efectuate la cerealele de toamnă (grâu şi secară), s-au stabilit condițiile pentru iarovizarea semințelor; umiditate moderată (40-45% din masa semințelor), temperatură scăzută pozitivă (0^0C- +7^0C) şi aerație normală. Durata vernalizării depinde de natura plantei, de condițiile mediului extern şi, într-o măsură mai mică, de vârsta plantelor. Fiecare soi de grâu necesită o anumită durată de tratament cu temperaturi scăzute. Soiurile nordice (suedeze) necesită mai multe zile reci (70-80 zile) decât cele sudice (italiene) (25-30 zile), iar grâul de primăvară numai 10-15 zile.

După cerințele pentru temperaturi scăzute, plantele au fost împărțite în trei grupe mari: plante *anuale de toamnă,* care îşi încep vegetația la sfârşitul toamnei, rezistă peste iarnă sub formă de plantule şi sunt vernalizate semințele germinate; *plante bienale*, care întră în iarnă sub formă de plante destul de mari, înfloresc în anul următor şi sunt vernalizate într-o faza mai avansată de creştere; *plante perene,* care, în fiecare sezon, produc lăstari sau ramificații noi ce necesită temperaturi scăzute pentru a putea forma flori.

11.1.1. Vernalizarea plantelor anuale, bienale şi perene

Vernalizarea plantelor anuale. Noțiunea de vernalizare a fost sugerată de diferențele fiziologice dintre plantele anuale de toamnă şi cele anuale de primăvară. La secară din soiul Petkus, forma de primăvară nu necesită vernalizare, iar dacă este crescută în seră la 18^0C începe procesul de diferențiere a primordiilor florale în faza de 7 frunze.

La forma de toamnă, crescute în aceleaşi condiții, procesul de diferențiere începe abia când planta a format 20-25 de frunze, dacă este expusă la zi lungă.

Dacă semințele germinate din forma de toamnă sunt ținute la temperatura de 2^0C, diferențierea începe tot după a 7-a frunză. Deci, prin vernalizare, forma de toamnă devine practic o formă de primăvară.

Vernalizarea plantelor bienale. Din această grupă fac parte unele plante la care vernalizarea este absolut necesară (varza, morcovul, sfecla). Dar nu toate speciile bienale necesită vernalizarea; astfel, *Centaurea* şi *Cicuta* nu sun influențate de acțiunea frigului, dar sunt bienale pentru că necesită zile lungi, mai multe decât într-un singur sezon. Varza şi sfecla, în primul an de vegetație, formează o rozetă de frunze. În cursul iernii are loc procesul de vernalizare, iar în anul următor plantele vor forma o tulpină floriferă, cu condiția ca să primească 14 ore de lumină pe zi.

Însuşirea plantelor de a reacționa la tratamentul cu temperaturi joase este determinată genetic. Acest fapt este clar redat de comportamentul măsălariței (*Hyoscyamus niger*), care are două forme: anuală şi bienală. Forma anuală înfloreşte în primul an de vegetație, pe când forma bienală necesită, obligatoriu, o perioadă de frig, pentru a putea înflori în al doilea an de vegetație. Complexul genetic necesar pentru modificarea proceselor chimice specifice, în vederea inițierii florale, se pare că lipseşte la forma bienală, dar poate fi substituit printr-un tratament cu temperaturi joase. Faza de rozetă sau vârsta de minim 10 zile sunt condiții obligatorii pentru a putea percepe acțiunea frigului.

După terminarea procesului de vernalizare, plantele bienale au o reacție fotoperiodică tipică de plante de zi lungă.

La țelină (*Apium graveolens*) , însuşirea de plantă bienală se datoreşte necesității de vernalizare. La morcov (*Daucus carota*) se întâlneşte o mare diversitate de forme: unele soiuri se pot vernaliza sub formă de sămânță, la altele răcirea semințelor determină doar o înflorire mai timpurie în anul următor. Aceasta înseamnă că în semințe se acumulează o parte din efectul vernalizării. Dacă se îndepărtează 4/5 din rădăcină, deci rezervele nutritive, atunci mugurii nu se vernalizează.

Varza de Bruxelles (*Brasica oleracea gemmifera*) constituie o excepție; florile se formează în timpul unei lungi faze juvenile, la temperaturi de 5-10^{0}C, dar temperaturile scăzute sunt necesare pentru formarea primordiilor florale şi nu pentru o vernalizare propriu-zisă.

Vernalizarea plantelor perene. Acest tip de vernalizare a fost elucidat, în mare măsură, datorită studiilor făcute la *Geum urbanum*. Frunzele acestei plante sunt dispuse sub formă de rozetă, pornind de pe un rizom subteran. După trecerea iernii apar lăstari laterali pe care se formează flori. Mugurul terminal al rozetei nu se iarovizează, asigurând în acest fel perenitatea.

La unele graminee perene ca: *Cynosurus cristatus*, *Lolium perenne*, *Dactylis glomerata*, *Poa pratensis*, anteza este condiționată de acțiunea temperaturilor scăzute. La aceste plante se iarovizează lăstarul principal care înfloreşte. Lăstarii laterali neiarovizați, care apar vara, sau mugurii care iau naştere din tulpini subterane, asigură caracterul de perenitate. La unele ierburi (*Phleum pratense*) perenitatea este asigurată de intrarea în repaus a lăstarilor de toamnă sub acțiunea zilei scurte.

Transmiterea vernalizării prin altoire. Dacă pe forma bienală de *Hyoscyamus niger* nevernalizată se altoieşte forma anuală, ambele forme vor înflori în acelaşi timp, fără intervenția frigului. Transmiterea stării de vernalizare prin altoirea de plante nevernalizate pe plante vernalizate a dus la presupunerea că în urma vernalizării se formează un hormon denumit ,,vernalin" , cu acțiune morfogenetică, neidentificat încă.

Vârsta plantelor şi vernalizarea. La cerealele de toamnă posibilitatea vernalizării există încă în semințe necoapte şi se păstrează în tot cursul vieții. La *Secale cereale* iarovizarea se poate realiza la 5 zile după anteză, când embrionul are numai 8 celule. Plantele bienale nu se pot vernaliza ca sămânță, ci numai ca plantule, în vârstă de cel puțin 10 zile. La planta bienală *Lunaria biennis* vernalizarea se realizează în celule foliare cu activitate mitotică intensă.

11.1.2. Temperatura de vernalizare

La cerealele de toamnă temperatura optimă de vernalizare este între 0^{0}C şi +3^{0}C, iar temperatura minimă la care mai are loc acest proces variază de la -4^{0}C până la -8^{0}C. La unele specii temperatura de vernalizare este mai mare (+7^{0}C până la +9^{0}C). Între temperatura şi durata de vernalizare există un raport strâns. Efectul temperaturilor se însumează, însă eficiente sunt numai acele zile în care plantele sunt expuse la o temperatură favorabilă pentru vernalizare. Numeroase experiențe au arătat că procesele

ce se petrec în timpul vernalizării sunt reversibile, dar odată terminate, vernalizarea devine ireversibilă.

Procesul vernalizării are loc în mai multe etape. După 7-11 zile de frig se atinge un stadiu intermediar instabil, car în următoarele 4 zile se stabilizează. Dacă după 7-11 zile de frig se acționează cu temperaturi ridicate (35^0C-40^0C), efectul vernalizării este anulat, având loc procesul de devernalizare, iar dacă urmează 4 zile de temperaturi scăzute sau mijlocii (15^0C) devernalizarea nu mai este posibilă.

11.1.3. Mecanismul vernalizării

Procesul de vernalizarea se explică prin prezența unui hormon ipotetic (vernalinul), încă neidentificat, care se formează în timpul iarovizării şi poate fi transmis prin altoire. Se pare că prin vernalizare este afectat sistemul genetic, printr-o activare stabilă a genelor.

Efectul de vernalizare se transmite prin diviziune celulară, de la celulă la celulă, iar lumina are influență numai în meristemele lăstarilor cu diviziune celulară şi vernalizată.

Efectul vernalizării nu se diminuează în procesul de creştere, ci are un caracter de autoreproducere. La plantele perene, pierderea stării de vernalizare are loc în timpul meiozei şi din această cauză ele necesită vernalizare în fiecare an.

Perceperea temperaturilor scăzute este localizată în embrionul activ sau în meristemele caulinare active. Dar sunt excepții, de pildă la *Streptocarpus wendlandii*, la care organul de asimilare este o singură frunză embrionară, iar pentru inducerea înfloritului are nevoie simultan de frig şi de zi scurtă, factori percepuți de frunza în care nu are loc diviziunea celulară şi translocați la baza frunzei unde se formează flori.

În prezent, explicarea procesului de vernalizare se bazează pe teoria lui Chouard, care a reuşit să unească fapte contradictorii într-o formulare unitară. El a constatat că fenomenul de vernalizare se realizează la temperaturi joase, dar această cale generală poate fi ocolită uneori prin folosirea de temperaturi ridicate (*Scrophularia alata*), prin fotoperioade scurte (secară, *Campanula media*), prin tratamente cu giberelină (*Hyocyamus*) sau prin nutriție bogată, lumină intensă şi giberelină.

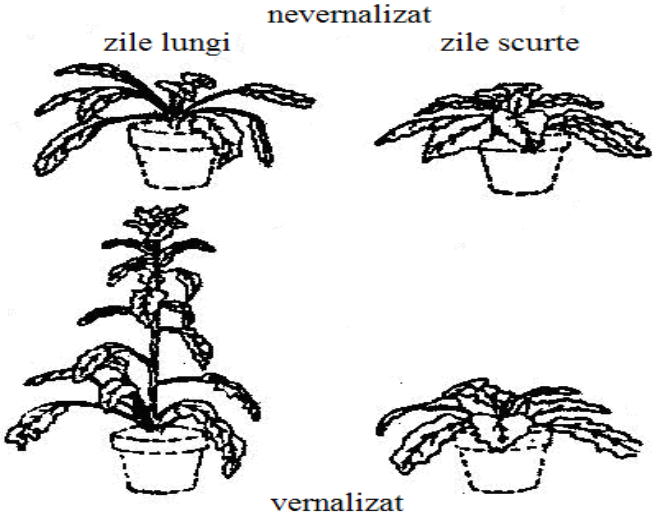


Figura nr. 107 - Plante vernalizate şi nevernalizate de *Hyoscyamus niger* în condiţii de fotoperioade diferite (după Péterfi şi Sălăgeanu, 1972)

Faptele principale de la care începe teoria lui Chouard sunt devernalizarea mugurilor şi incapacitatea de vernalizare a mugurilor la plantele perene. La speciile perene atât frigul cât şi ziua scurtă sau hrana abundentă au ca efect înlăturarea dominanţei apicale, eliberând mugurii axilari de sub influenţa inhibitoare a mugurului terminal.

11.2. Fotoperiodismul

Termenul de fotoperiodism defineşte reacţia unei plante la durata perioadelor zilnice de lumină şi de întuneric. Plantele răspund în mod distinct la alternarea perioadelor de lumină şi întuneric. Înfloritul, creşterea vegetativă, alungirea internodiilor, germinarea seminţelor şi căderea frunzelor constituie anumite cazuri ale reacţiei fotoperiodice la plante.

11.2.1. Reacţia fotoperiodică a plantelor

Garner şi Allard au numit fotoperiodism reacţia faţă de durata zilei, iar durata zilnică de iluminare a primit denumirea de fotoperioadă. Distingem *fotoperioade inductive*, care determină înfloritul plantelor şi *fotoperioade neinductive*, care menţin plantele în stare vegetativă.

În urma experienţelor efectuate de Garner şi Allard s-a descoperit că plantele reacţionează în mod diferit faţă de lungimea zilei. Terminologia folosită pentru clasificarea plantelor faţă de durata de iluminare se bazează pe un ciclu de lumină şi întuneric de 24 de ore. Astfel există următoarele tipuri de plante:

- **plante de zi scurtă,** care au nevoie de 6-12 ore lumină pe zi şi înfloresc când lungimea zilei este inferioară lungimii critice. Lungimea (durata) critică este durata minimă de iluminare în decurs de 24 de ore. Durata luminii care depăşeşte lungimea critică va menţine planta de zi scurtă în stare vegetativă.

Lungimea critică a zilei este specifică pentru fiecare specie. Câteva exemple de plante de zi scurtă: *Nicotina tabacum*, *Xanthium pensylvanicum*, *Glicinae max* (soiul Biloxi), *Oryza sativa*, *Chenopodium album*, *Perilla ocimoides*, *Chrysanthemum*, *Cosmos*, *Dahlia*, meiul, cânepa etc.;

- **plante de zi lungă,** care au nevoie de o iluminare zilnică de peste 14 ore până la lumina continuă şi înfloresc când se depăşeşte numărul de ore de lumină critică. Exemple de plante de zi lungă: *Spinacia oleracea*, *Triticum aestivum*, *Hordeum vulgare*, *Lactuca*, *Linum usitatisimum*, *Beta vulgaris*, *Hyoscyamus nuger*, *Daucus carota*, *Rudbeckia bicolor*, *Callistephus chinensis*, *Petunia*, *Dianthus*, *Fuchsia* etc;
- **plante indiferente**, care înfloresc după o anumită perioadă de creştere vegetativă, independent de lungimea fotoperioadei. Exemple: *Lycopersicum esculentum*, *Pisum sativum* (unele varietăţi), *Cucumis sativus*, *Phaseolus vulgaris*, *Capsicum annuum*, *Helianthus anuus*, *Taraxacum officinalis* etc.

Deşi rare, se menţionează unele specii de plante care necesită pentru a înflori

fotoperioade lungi, urmate de fotoperioade scurte (*Bryophyllum crenatum*, *B. verticilatum*) şi plante care înfloresc când fotoperioadele scurte sunt urmate de fotoperioade lungi (*Campanula media*, *Trifolium repens*).

Plantele care nu înfloresc deloc la fotoperioade nefavorabile sunt plante cu reacţie fotoperiodică calitativă. Alte specii au reacţie fotoperiodică cantitativă şi prezintă capacitatea de a înflori şi la fotoperioade neinductive, dar cu o mare întârziere.

În cadrul aceluiaşi gen există specii, varietăţi sau soiuri cu diferite reacţii fotoperiodice. La genul *Nicotiana* avem *Nicotiana tabacum* de zi scurtă şi *Nicotiana sylvestris* de zi lungă. La soia avem soiul *Biloxi*, de zi scurtă şi soiul *Agate* neutru. Această diversitate de forme este importantă pentru ameliorare.

11.2.2. Fotoperioade inductive (cicluri fotoinductive)

Numărul de cicluri necesare pentru inducerea înfloritului variază mult de la o specie la alta. De exemplu, *Xanthium pensylvanicum* necesită un singur ciclu fotoinductiv (fotoperioadă inductivă) pentru iniţierea primordiilor florale. În schimb, *Salvia occidentalis*, plantă de zi scurtă, necesită cel puţin 17 cicluri fotoinductive pentru a înflori, iar pentru *Plantago lanceolata*, planta de zi lungă, sunt necesare 25 de cicluri fotoinductive pentru a manifesta o reacţie florală maximă.

Înfloritul la plante se realizează respectând fotoperiodismul după legea ,,tot sau nimic". O plantă dacă a primit numărul de fotoperioade inductive necesare va înflori chiar dacă imediat va fi supusă fotoperioadelor neinductive.

La plantele de zi scurtă s-a observat o inducţie parţială. Astfel, *Impatienss balsamina* necesită numai trei cicluri fotoinductive pentru iniţierea mugurilor floriferi. Dar pentru că aceşti muguri să formeze flori sunt necesare opt cicluri fotoinductive.

La *Chrysanthemum* sunt necesare 15 zile scurte pentru ca vârful vegetativ să devină generativ cu primordii florale şi alte 10 zile scurte pentru ca conurile generative să evolueze; dacă această continuare se face cu zile lungi, primordiile florale degenerează şi cad.

Formarea primordiilor florale la *Lemna gibba* necesită minimum o zi lungă, dar sunt necesare 6 zile lungi pentru a obţine flori mature.

Pe baza acestor date s-a ajuns la concluzia că există un factor care intervine în reacţia de înflorire şi care se acumulează în timpul fotoperioadelor inductive .

La unele plante (*Xanthium*) se acumulează suficiente cantităţi din acest factor într-o singură zi pentru a putea provoca înfloritul, dar alte plante necesită mai multe zile inductive.

11.2.3. Perceperea acţiunii fotoperiodice

Organele care recepţionează şi sintetizează stimulul fotoperiodic sunt în primul rând frunzele şi mugurii. Există numeroase dovezi în sprijinul faptului că organele de percepţie în reacţia de înflorire la cicluri fotoinductive sunt frunzele. Dacă se expune o singură frunză de *Xanthium* la fotoperioade scurte, în timp ce restul plantei primeşte zile lungi, se formează flori.

Dacă se altoiesc frunze fotoinduse pe altă plantă supusă unui ciclu neinductiv se va provoca înfloritul plantei receptoare. Pentru a se produce înfloritul este necesară o

suprafață minimă de țesut foliar. Vârsta frunzei are, de asemenea, influență asupra sensibilității fotoperiodice.

11.2.4. Reacții de lumină şi de întuneric în fotoperiodism

În condiții normale, plantele primesc un ciclu combinat de lumină şi de întuneric într-un interval de 24 de ore. Plantele de zi scurtă înfloresc dacă primesc o perioadă de întuneric mai lungă decât perioada critică, iar plantele de zi lungă înfloresc când durata perioadei de întuneric este inferioară valorii critice.

Reacțiile de întuneric ale ciclului de zi scurtă prezintă trei faze:

a) reacții de întuneric, care se petrec în primele 2-3 ore ale nopții lungi, când are loc transformarea fitocromului din forma care absoarbe P_{735} în forma care absoarbe P_{650}; această reacții determină latura calitativă a efectului fotoperiodic, spre înflorire sau starea vegetativă;
b) reacții de întuneric, care au loc în prima jumătate a nopții lungi;
c) reacții de biosinteză a hormonilor înfloritului, care au loc în a doua jumătate a nopții lungi.

Prin caracteristicile lor biochimice, reacțiile de lumină şi întuneric sunt identice la speciile de zi lungă şi de zi scurtă, prin sistemele de pigmenți receptori, şi depind de condițiile de mediu. Lungimea perioadei de întuneric determină inițierea reală a primordiilor florale, dar lungimea perioadei de lumină determină numărul de primordii florale care se vor forma. Reacția optimă la *Soia biloxi* are loc un fotociclu între 16 ore de întuneric şi 11 ore de lumină. Fotoperioadele mai lungi sau mai scurte de 12 ore provoacă diferențierea unui număr mai mic de flori.

11.2.5. Fotoperiodismul şi fitocromul

Pentru ca lumina să fie eficientă, ea trebuie să fie absorbită. Primele lucrări asupra fotoperiodismului au fost consacrate efectului luminii albe asupra înfloritului sau a efectului combinat al tuturor lungimilor de undă ale spectrului vizibil. Se pare că receptorul lungimii de undă eficace în fotoperiodism este comun la toate plantele. Cele mai eficiente lungimi de undă față de inhibarea înfloritului se situează între 620 nm (portocaliu - roşu); lumina roşie se consideră radiația cea mai eficace în cazul reacției de întrerupere luminoase.

Radiațiile infraroşii folosite singure nu au nici un efect ca factor de întrerupere a întunericului, adică nu transformă noaptea lungă în două nopți scurte. Totuşi, dacă o slabă radiație infraroşie se aplică imediat după lumina roşie, în decursul unei nopți lungi, corespunzătoare unui ciclu fotoinductiv pentru plante de zi scurtă, se va realiza înfloritul. Dacă radiația infraroşie este urmată imediat de lumina roşie, înfloritul va fi inhibat.

Deci radiația aplicată ultima dată determină reacția plantei. De aici rezultă că în acest proces intervine un pigment, care poate exista sub două forme: una care absoarbe radiația roşie cu o lungime de undă de 660 nm (P_r) şi alta care absoarbe radiația infraroşie de 730 nm (P_{ir}). Cele două forme sunt interconvertibile fotochimic, la întuneric sau in vitro,sub influența condițiilor termice. Acest pigment a fost izolat şi denumit *fitocrom* .

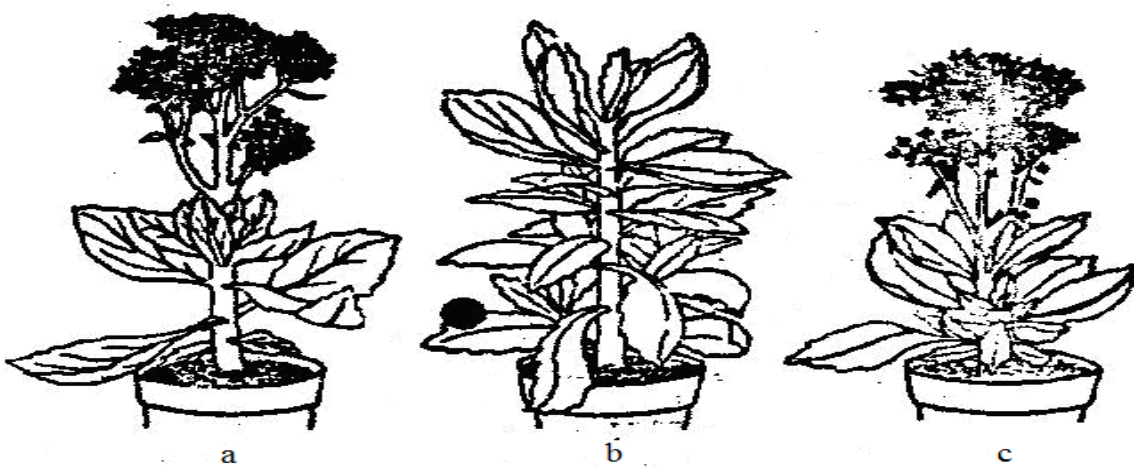


Figura nr. 108 - Acţiunea fitocromilor asupra antezei plantelor de zi scurtă, *Kalanchoe bloss-feldiana*: a – plantă crescută în zile scurte de 8 ore lumină pe zi; b – plantă crescută în aceleaşi condiţii, dar iluminată pentru 1 minut cu lumină roşie în cursul nopţii; c – plantă crescută în aceleaşi condiţii ca şi planta b, însă după 1 minut de iluminare cu lumină roşie, a fost expusă, pentru 1 minut la lumina roşu-închis (d. Milică şi colab., 1982)

Fitocromul face parte din categoria pigmenţilor senzor, fiind foarte sensibil şi aflându-se în plante în concentraţii foarte mici. Este caracteristic pentru plantele superioare, constituind o cromoglicoproteină solubilă în apă, de culoare albastră – verzuie, cu o grupare prostetică formată din patru nuclei pirolici.

Fitocromul P_r este inactiv fiziologic, iar P_{ir} este legat probabil de o substanţă X –posibil o membrană plasmatică sau o proteină de legătură din această membrană. Lumina zilei conţine proporţii aproape egale de roşu şi infraroşu, dar pentru efectul fitocromului nu este hotărâtor raportul P_r / P_{ir}, ci numai concentraţia complexului $P_{ir}X$ care prezintă două tipuri de efecte: rapide şi lente. Ca efecte rapide se menţionează reacţiile de mişcare, cum sunt mişcările frunzelor la *Mimosa* şi activările de enzime, de pildă triozofosfatdehidrogenaza specifică pentru NADP.

Efectele fitocromului pot să aibă loc şi prin influenţarea metabolismului hormonilor; lumina roşie măreşte concentraţia de giberelină în frunze, probabil prin eliberarea de gibereline legate, dar şi prin influenţarea sintezei de noi gibereline.

În legătură cu mecanismul de acţiune a fitocromului este acceptată ipoteza lui H. Mohr, conform căreia fitocromul acţionează asupra sistemului de legare a proteinelor şi ca mediator în sistemul de transmitere a influenţei luminii asupra reglării activităţii genelor organismului. Dacă se face abstracţie de etapele intermediare, lanţul general de reglare ar fi următorul:

Lumină – Fitocrom – ADN- Proteine – Reacţie fiziologică.

În legătură cu rolul fitocromului în reacţia fotoperiodică s-a stabilit că unul dintre cele mai importante procese ale reacţiilor de întuneric ale fotoperiodismului este transformarea lui P_{730} în P_{660}, că viteza acestei conversii determină durata generală a perioadei critice a nopţii, că înfloritul plantelor de zi scurtă necesită prezenţa P_{660} în timpul nopţii lungi, iar înfloritul speciile de zi lungă prezenţa de P_{730}. În cursul zilei (lumină albă naturală), în plantă se va acumula fitocromul P_{730}, care absoarbe radiaţia infraroşie. Această formă a pigmentului este inhibitoare pentru înfloritul plantelor de zi

scurtă şi stimulatoare pentru înfloritul plantelor de zi lungă. La începutul unei perioade de întuneric, forma sensibilă la infraroşu (P_{730}) va fi supusă unei degradări termice şi spontan se transformă în forma fitocromului ce absoarbe roşu (P_{660}), care stimulează înfloritul plantelor de zi scurtă şi inhibă înfloritul plantelor de zi lungă. Transformarea în timpul nopţii a lui P_{730} în P_{660} durează 3ore şi 25 minute. Fitocromul este prezent în multe plante şi, fără îndoială, poate fi prezent în toate. S-a izolat din plante superioare, ca: tutun, ovăz, porumb, fasole etc., din rădăcini, tulpini, micropil, peţiol, muguri vegetativi, cotiledoane, coleoptile, fructe în creştere, receptacule florale şi inflorescenţă.

11.2.6. Fotoperiodismul şi ritmurile circadiene

În fotoperiodism măsurarea biologică a timpului este foarte precisă. Plantele reacţionează prin încetinirea sau accelerarea dezvoltării, în funcţie de abaterile de la durata critică a zilei cu o ,,abatere" de 15 sau chiar 5 minute. Plantele care înfloresc într-o anumită perioadă a anului cu o precizie de până la o săptămână, măsoară timpul cu o eroare medie de 1-3% faţă de valoarea perioadei măsurate. Aceasta demonstrează că în reacţia fotoperiodică, într-un anumit fel, trebuie să aibă loc un proces legat de un anumit timp biologic, care serveşte plantelor drept ceasornic biologic intern. Cronometrarea biologică este legată de desfăşurarea simultană în timp a diferitelor reacţii fotoperiodice ale metabolismului, de corelare a activităţii funcţionale a organismului cu mersul diurn sau sezonier al varietăţii mediului extern.

Conform concepţiei lui E. Bünning, în fiecare celulă există un proces oscilator central, determinat ereditar, care trece în cursul zilei prin două faze diferite, denumite arbitrar ,, faza de încărcare" şi ,,faza de descărcare". Fiecare fază durează 12 ore şi prin schimbarea lor se schimbă starea internă a metabolismului. Unul dintre semiciclurile ritmului diurn a primit denumirea de ,,fotofil", deoarece în această fază lumina acţionează pozitiv asupra metabolismului, iar al doilea semiciclu a fost denumit ,,scotofil", deoarece realizarea este asigurată de întuneric.

Pentru ca plantele să înflorească lumina trebuie să coincidă cu faza fotofilă, iar întunericul cu faza scotofilă. La plantele de zi scurtă prelungirea iluminării peste durata critică a zilei face ca lumina să ajungă şi în faza scotofilă, fapt ce împiedică înfloritul. La fel dacă întrerupem noaptea lungă cu o perioadă scurtă de lumină, se dereglează ritmul endogen şi plantele nu mai înfloresc. La plantele de zi lungă s-a constatat existenţa a două faze fotofile: una la începutul ciclului şi alta la sfârşit, separate de o fază indiferentă.

Ca exemple ale mişcărilor circadiene se pot aminti: mişcările diurne periodice la frunzele de *Phaseolus multiflorus*, în condiţiile variaţiei naturale lumină-întuneric, cu o poziţie de zi (erectă) şi una de noapte (aplecată) a frunzelor.

Dacă supunem plantele de fasole la întuneric continuu sau la lumină continuă, mişcarea ritmică va continua fiind mişcarea ritmică endogenă.

Ceasornicul fiziologic dirijează şi alte fenomene, de pildă: frecvenţa mitozelor (este maximă noaptea), volumului nucleului, forma cloroplastelor, intensitatea fotosintezei, activitatea şi concentraţia multor enzime, concentraţia de ATP, intensitatea gutaţiei, termoperiodismul şi alte procese.

11.2.7. Fotoperiodismul şi formarea organelor de rezervă

Formarea tuberculilor şi a bulbilor prezintă unele aspecte comune cu formarea florilor, fiind de multe ori indusă fotoperiodic.

Tuberculii se formează prin diferenţierea meristemelor, prin pierderea polarităţii şi prin intensificarea creşterii celulelor datorită alungirii. Formarea tuberculilor este, de cele mai multe ori, o reacţie la ziua scurtă (dalii, begonii, topinambur şi multe soiuri de cartof). La zi lungă se formează numai lăstari şi flori, dar nu şi tuberculi. Semnalul fotoperiodic este recepţionat de frunzele mature. Se consideră că formarea tuberculilor în vârful stolonilor este determinată de un ,,hormon tuberculifer" , care se formează în frunze la zi scurtă şi la temperaturi relativ scăzute. Acest stimul al formării tuberculilor se poate transmite şi prin altoire. În dirijarea formării tuberculilor, pe lângă hormonul tuberculifer, mai poate interveni un inhibitor (acidul abscisic), care se formează în frunze la zi scurtă, şi citochininele.

Formarea bulbilor este o reacţie de zi lungă (ceapă, usturoi, stânjenel etc.)

11.2.8. Importanţa fotoperiodismului în repartizarea geografică a plantelor

Fotoperiodismul trebuie considerat ca o adaptare genetică a plantelor la succesiunea anotimpurilor. Este o adaptare realizată în decursul filogeniei la schimbările normale anuale ale mediului în biotop.

Plantele de zi scurtă înfloresc când în biotopul lor natural se instalează zilele scurte. Speciile de zi lungă sunt răspândite mai ales în zonele temperate şi polare, iar cele de zi scurtă sunt legate după origine sau locul de răspândire din zonele subtropicale şi ecuatoriale. Plantele neutre au o arie de răspândire mult mai mare. Caracterul de neutru poate fi rezultatul pierderii sensibilităţii fotoperiodice, ca urmare a schimbării arealului şi a evoluţiei acesteia în noile condiţii. Aceasta se constată mai ales la bumbac, la care formele sălbatice tropicală sunt de zi scurtă, dar unele soiuri noi, ameliorate, cultivate mai spre nord, au devenit neutre.

Interrelaţia dintre fotoperiodism şi răspândirea geografică a plantelor demonstrează în mod clar că specificul reacţiei fotoperiodice a înfloritului corespunde integral dinamicii duratei zile în decursul vegetaţiei active, din locurile de vieţuire sau de origine. Reacţia fotoperiodică înainte de toate o reacţie de adaptare a plantelor la durata zilei, ca factor ecologic. Această adaptare se fac prin procesele de vernalizare, fotoperiodism şi prin repausul seminal sau mugural.

11.3. Fiziologia înfloritului şi fructificării

11.3.1. Formarea florilor

Procesul de formare a florii, adică trecerea de la faza vegetativă la cea generativă, este un moment crucial din viaţa plantelor şi implică mai multe trepte, pornind de la perceperea influenţei unui factor extern şi terminând cu diferenţierea unor structuri tridimensionale – primordiile florale.

Zonele de creştere vegetativă ale lăstarului vor forma primordii ale organelor de reproducere, în loc de primordii vegetative. Această transformare de la funcţia vegetativă la cea reproductivă se face prin modificări profunde în meristemul apical.

Pentru formarea florilor este necesară o informaţie genetică, care nu joacă nici un rol în creşterea vegetativă. Transformarea zonelor de creştere vegetativă de la formarea primordiilor foliare la formarea de organe florale poate fi explicată prin activarea anumitor gene (genele înfloritului) sau prin modificarea autonomă a zonei meristematice vegetative, fie prin rolul florigenului în transformarea zonelor de creştere şi activarea genelor înfloritului.

Creşterea florilor se realizează sub influenţa auxinei sintetizate în meristeme şi ovar. Auxina are un rol important în creşterea pedunculului floral, iar încetarea creşterii acestuia este în corelaţie cu producerea de către stamine a unui inhibitor. Îndepărtarea ovarului, care este o sursă bogată de auxine, are drept urmare căderea florii.

11.3.2. Fiziologia sexualităţii

La plantele unisexuate, definitivarea sexului se face sub influenţa hormonilor. S-a constatat că auxinele, citochininele şi etilena determină formarea sexului femel, iar giberelinele formarea sexului mascul. Prin tratarea florilor mascule şi hermafrodite de la *Bryophyllum* sau de *Vitis vinifera* cu citochinine se obţine transformarea acestora în flori femele. Florile mascule, femele şi hermafrodite de *Cucurbitaceae*, mai ales cele de *Cucumis sativum*, depind mult de hormonii amintiţi. În acest caz, prin temperatură şi lumină (fitocrom) poate fi reglat nivelul giberelinei şi astfel influenţează manifestarea sexului. La cânepă, ziua lungă sau temperatura ridicată favorizează sexul mascul, iar ziua scurtă şi frigul pe cel femel.

11.3.3. Fiziologia fructificării. Formarea fructului

Prima etapă a procesului de fructificare o constituie *polenizarea*. Dar polenizarea nu duce numai la fecundarea ovulelor, ci contribuie şi la declanşarea unor procese biochimice în stil, determinând transformarea în fruct a ovarului, iar în unele cazuri şi a altor părţi a florii.

După germinarea grăunciorilor de polen pe stigmat are loc creşterea apicală a tubului polenic şi intensificarea mişcărilor protoplasmatice. Tubul polenic înaintează în stil printr-un lumen central, prin spaţiile intercelulare sau prin ţesutul compact; lamele mediane dintre celule dizolvate cu ajutorul unor enzime hidrolitice conţinute în tubul polenic. Orientarea şi direcţia de creştere a tubului polenic, în multe cazuri, are loc pe bază de chemotropism.

Tubul polenic declanşează în stil o intensificare a activităţii unor enzime ale metabolismului glucidic, o sinteză mai mare de auxină din triptofan şi o intensificare a respiraţiei. Polenizarea stimulează deci sinteza auxinei, care progresează paralel cu înaintarea tubului polenic; ea apare mai întâi la vârfului stilului, apoi la baza lui şi la urmă în ovar.

La numeroase specii de angiosperme (circa 40%) autopolenizarea este împiedicată datorită unor mecanisme specifice, cum sunt: repartizarea staminelor şi

carpelelor pe indivizi diferiţi (plante dioice); inhibarea creşterii tubului polenic de către stigmat, stil, ovar, incompatibilitate genetică.

Se deosebesc două tipuri de mecanisme ale incompatibilităţii genetice. În cazul primului tip are loc o inhibiţie a germinării polenului sau creşterii tubului polenic pe stigmat. Această incompatibilitate, întâlnită la crucifere şi compozite, se numeşte *incompatibilitate sporofitică*, deoarece reacţia este determinată de genotipul sporofitului diploid.

La majoritatea plantelor acţionează al doilea tip de incompatibilitate, care constă dintr-o interacţiune inhibitoare dintre ţesutul stilului şi tubul polenic. Aceasta este aşa numita *incompatibilitate gametofitică*, pentru că nu depinde numai de genotipul sporofitului, ci în mod hotărâtor şi de genotipul grăunciorului de polen, deci de gametofitul mascul.

Formarea fructului. În urma fecundaţiei duble, nucela din ovul se transformă în ţesut nutritiv, numit perisperm, integumentele ovulelor formează tegumentul seminal, iar pereţii ovarului se transformă în pericarp. În cursul acestor procese ovulul se transformă în sămânţă, iar carpela formează fructul. În formarea fructului un rol important îl joacă auxina din tubul polenic şi din ovar.

La unele specii de plante ovarul se transformă în fruct fără fecundarea oosferei. În acest caz, ovulele nu se transformă în seminţe. Acest fenomen, denumit partenocarpie, este răspândit la fructele speciilor care au un mare număr de ovule în ovar, cum sunt: tomatele, pepenii, bananele şi smochinele. Obţinerea fructelor fără seminţe se poate realiza cu ajutorul auxinei, iar la cireş, trandafir şi măr, cu giberelină; la smochin şi viţa de vie, cu ambele, dar şi cu citochinină. Partenocarpia naturală există la speciile care au un conţinut natural ridicat de hormoni în nucelă (viţă de vie, banane, mandarine etc.).

Procesul de creştere a fructelor cuprinde mărirea ovarului, uneori a ţesuturilor receptaculului, printr-o creştere apolară sau, mai rar, polară. Dinamica creşterii fructului reprezintă o curbă sigmoidă simplă (mere, tomate, căpşuni etc.) sau bisigmoidă (vişine, prune, smochine,struguri etc.).

Embrionul în creştere, pe lângă alte substanţe biologic active, sintetizează şi auxine care de la locul de sinteză vor difuza până la pereţii ovarului stimulând aici procesele de diviziune şi extensie celulară. Această relaţie strânsă între auxină şi procesul de formare şi de creştere a fructelor a fost demonstrată la căpşun. Dacă se îndepărtează achenele (fructele) de pe receptacul se constată că receptaculul rămâne mic, nu se dezvoltă. Dacă se înlătură achenele numai pe de o parte a receptacolului, acesta va creşte, se va îngroşa numai în zona în care au rămas achenele. Dacă achenele înlăturate sunt înlocuite de o pastă de lanolină cu auxină, atunci receptacolul se va dezvolta normal.

În procesul de creştere a fructului se disting mai multe etape. La măr există cinci etape:

- în prima etapă, după fecundare, creşterea fructului în volum se va face pe seama diviziunii celulare, până când mărul ajunge la dimensiunea unei alune;
- în etapa a doua are loc creşterea în dimensiune a fructului pe seama extensiei celulelor fără diviziune. În fructe se acumulează mari cantităţi de apă, acizi organici, glucide, uleiuri şi săruri minerale;
- etapa a treia constă din diferenţierea celulară când se formează ţesuturi definitive (coaja, pulpa, seminţele);
- în etapa a patra are loc maturarea fructelor, culoarea verde se schimbă în mod treptat, până la nuanţa caracteristică soiului;

- ultima etapă se caracterizează prin îmbătrânirea fructului, fenomen însoţit de o serie de procese fiziologice şi chimice care duc la moartea celulelor în fruct.

În timpul maturării fructelor au loc o serie de transformări fiziologice şi biochimice:

- dezagregarea treptată a mitocondriilor prin procese oxidative energetice, cu eliberare de energie;
- dispariţia din fructe a amidonului, cu formare de glucide solubile (fructoză, glucoză, zaharoză);
- diminuarea cantităţii de acizi organici (malic, tartric, oxalic, quinic, citric), dar acumularea de acid ascorbic prin transformarea glucozei;
- demetilarea grupărilor carboxilice şi deacetilarea grupărilor hidroxilice prin activitatea enzimelor pectinesteraza şi poligalacturonaza asupra substanţelor pectice, ceea ce face ca pereţii celulari să fie mai elastici;
- pigmenţii din coaja fructului suferă modificări cantitative şi calitative profunde prin dispariţia clorofilei şi sinteza carotenoizilor şi a antocianilor;
- începerea degajării lente a substanţelor volatile, aromate, alcătuite din etilen, cetone, aldehide, esteri,alcooli etc.

În cursul maturării fructelor, cel mai indicat indice pentru caracterizarea fazei de dezvoltare este dinamica intensităţii respiraţiei, oferind posibilitatea ca prin dirijarea ei să se influenţeze ritmul de coacere a fructelor. La măr, în prima etapă a formării fructelor, când au loc intense diviziuni celulare, respiraţia are valori ridicate, dar pe măsură ce fructul atinge dimensiunile normale respiraţia scade treptat în intensitate, până în momentul în care fructul începe să-şi schimbe culoarea. Din această faza respiraţia începe să se intensifice foarte mult, până în momentul în care fructul dobândeşte culoarea specifică soiului, când respiraţia va avea valoarea maximă. Acest moment poartă denumirea de *climacterix* şi corespunde cu maturarea comercială, fructul având cele mai bune calităţi pentru consum. După climacterix urmează supracoacerea, căreia îi corespunde o scădere accentuată a respiraţiei.

Nu la toate fructele s-a putut pune în evidenţă climacterixul. Astfel merele, caisele, bananele, piersicile, perele, prunele, tomatele, mango, avocado, papaya au climacterix, pe când cireşele, castraveţii, smochinele, strugurii, lămâile, portocalele, pepenii şi căpşunii nu prezintă fenomenul de climacterix. Majoritatea fructelor fără climacterix nu conţin amidon, iar maturaţia lor se face pe plantă. La fructele din această grupă intensitatea respiraţiei este în continuă scădere, până la maturarea completă.

În legătură cu apariţia climacterixului sunt formulate mai multe ipoteze. Cea mai mult acceptată (teoria substratului activat) admite că în fructe, în urma activităţii fosfofructochinazei se formează fructoză fosforilată, necesară în prima etapă a respiraţiei. În decursul procesului de maturare, procesele de fosforilare oxidativă continuă, deoarece transformările chimice care au loc în timpul coacerii necesită energie. Cea mai intensă fosforilare oxidativă are loc în faza de maximă manifestare a climacterixului.

Cunoaşterea modului de acţiune a factorilor mediului extern asupra proceselor complexe ce au loc în fructe prezintă o mare importanţă. Acţionând asupra factorilor de mediu se poate dirija maturarea fructelor, dar mai ales păstrarea acestora în stare proaspătă pe o perioadă mai lungă de timp. Dintre factorii de mediu de mare însemnătate sunt temperatura şi compoziţia atmosferei.

Temperatura are o deosebită importanţă pentru maturarea şi păstrarea fructelor. Temperatura asigură o coacere normală, contribuind la obţinerea unor fructe de calitate.

Temperaturile scăzute contribuie la prelungirea fenomenului de maturație, întârzierea climacterixului, prelungind totodată perioada de păstrare a fructelor.

Compoziția atmosferei influențează în mod direct coacerea şi păstrarea fructelor. În interiorul fructelor se găsesc spații intercelulare mari, care la măr pot fi până 20% din volumul fructului. Atmosfera internă din aceste spații este în legătură cu cea externă, ceea ce permite modificarea după dorință a atmosferei interioare, pentru a asigura păstrarea fructelor pe o perioadă mai lungă a anului. În acest sens s-a studiat influența concentrației de oxigen şi CO_2. Concentrațiile mai mari de oxigen decât în atmosferă intensifică respirația şi grăbesc apariția climacterixului. Dacă concentrația de oxigen este sub nivelul critic, va avea loc o respirație anaerobă. Dozele mărite de CO_2, de 5-10% în atmosferă, au ca efect încetinirea respirației şi întârzierea apariției climacterixului. La un conținut mai mare de carbon de 15% merele se brumifică, iar la 30%, în fructe se formează aldehida acetică, care este toxică.

Rezultate favorabile s-au obținut prin reglarea concomitentă a oxigenului şi bioxidului de carbon, făcându-se recomandări concrete pentru păstrarea fructelor. La soiul de măr McIntosh, condițiile optime de păstrare sunt: atmosfera formată din 2% O_2, 5% CO_2, 93% N. Combinarea acestei atmosfere cu o temperatură de 4-5^{0}C a favorizat păstrarea fructelor în stare perfectă până la 12 luni.

Rolul etilenului în stimularea respirației este mult timp cunoscut; în concentrații extrem de mici (1ppm) grăbeşte apariția climacterixului şi coacerea fructelor. Sinteza etilenului este condiționată de temperatură; la 3^{0}C se formează foarte puțină, iar la12^{0}C are loc sinteza cea mai puternică. Se sintetizează în faza de precilmacterix, când acționează asupra coacerii fructelor. La fructele care nu prezintă climacterix, etilenul intensifică respirația pe toată durata maturării fructelor.

11.4. Fiziologia senescenței (îmbătrânirii) plantelor

Mecanismul fiziologic al senescenței nu este clarificat în întregime. Înlăturarea florilor prelungeşte viața plantelor monocarpice. Există indicații că proteinele din cloroplaste se degradează mai repede decât cele din protoplasmă, ceea ce poate fi corelat cu scăderea rapidă a intensității fotosintezei în frunzele care îmbătrânesc. În dinamica respirației celulare se observă anumite modificări: la începutul senescenței rămâne aproape constantă, către sfârşitul senescenței are loc o intensificare bruscă, după care urmează prăbuşirea finală (moartea). În prezent se consideră că din fructele (semințele) în coacere porneşte un ,, semnal de senescență,, , care se răspândeşte în plantă, iar frunzele şi anumite zone de creştere sunt reprogramate pentru moarte. Aceasta este *teoria reprogramării senescenței.*

La plantele perene cu frunze caduce din latitudinile temperate, înlocuirea sezonieră a sistemului foliar este o adaptare genetică la dificultatea aprovizionării cu apă în sezonul rece. Căderea de toamnă a frunzelor este precedată de o translocare a principalelor elemente chimice (N, Fe, P, K) şi a unor substanțe organice în țesuturile de rezervă din tulpină. Dintre procesele biochimice importante în fenomenul de senescență amintim: hidroliza amidonului, a proteinelor, a clorofilei şi a acizilor nucleici, ca şi biosinteza antocianului. Anatomic, senescența frunzelor la multe plante lemnoase este însoțită de formare a unui strat de separare la baza pețiolului.

În reglarea fenomenelor de senescență a frunzelor participă în primul rând factorii endogeni, de natură hormonală, astfel că senescența este controlată de întregul organism. Hormonul care declanşează senescența şi absciziunea este acidul abscisic (abscisin).

Procesul de senescență la flori, în mare măsură, nu depinde de planta întreagă. Florile sun ,, programate" pentru o senescență relativ rapidă. Se pare că etilenul joacă un rol important în senescența florilor. Ofilirea corolei este însoțită de o creştere bruscă a sintezei de etilen. Producerea endogenă de etilen are loc după o reacție autocatalitică. La florile ofilite s-a constatat o activitate hidrolitică intensă, care afectează şi acizii nucleici. Autoliza, care duce la moartea celulei, are loc datorită degradării sau ruperii tonoplastului, astfel că sucul vacuolar pătrunde în citoplasmă, unde creează un pH favorabil pentru activitatea hidrolazelor acide.

Capitolul 12
FIZIOLOGIA REZISTENȚEI PLANTELOR LA CONDIȚIILE DE MEDIU NEFAVORABILE VIEȚII

Întregul potențial fiziologic de producției al plantelor agricole poate fi valorificat numai într-un ansamblu de condiții favorabile ale mediului înconjurător. Dacă în cursul vegetației apar condiții nefavorabile de viață, plantele vor suferi în grade diferite, funcție de potențialul de rezistență fiziologică a speciilor sau soiurilor respective.

Prin noțiunea de rezistență fiziologică se înțeleg însuşirile organismelor de a supraviețui influenței dăunătoare a mediului înconjurător şi totodată capacitatea lor de a asigura o desfăşurare normală proceselor vitale.

Factorii climatici nefavorabili acționează asupra plantelor cu intensități diferite, producând atât tulburări funcționale cât şi structurale. Tulburările funcționale perturbă desfăşurarea normală a proceselor metabolice, ceea ce se repercutează nefavorabil asupra dezvoltării plantelor. Tulburările structurale afectează ultrastructura materiei vii, ceea ce determină moartea plantelor.

Factorii abiotici din mediul extern, cu rol limitativ în desfăşurarea activității vitale la plante, sunt: temperaturile scăzute pozitive şi negative, temperaturile ridicate, lipsa, insuficiența sau excesul de apă din sol şi atmosferă, excesul de săruri din sol, excesul de gaze şi substanțe toxice care poluează atmosfera, solul şi apele.

12.1. Acțiunea dăunătoare a temperaturilor scăzute pozitive asupra plantelor

12.1.1. Leziunile de răcire la plantele termofile

Temperatura de răcire poate fi definită ca temperatură suficient de coborâtă pentru a produce leziuni, dar nu suficient de coborâtă pentru a produce înghețarea plantelor. Majoritatea plantelor (excepție orezul, trestia de zahăr) nu suferă leziuni de răcire câtă vreme temperatura aerului nu coboară sub 10^0C. leziunea de răcire este proprie plantelor tropicale şi subtropicale, dar ea poate să provoace sterilitate la grâu (plantă de climat temperat) atunci când temperatura frunzelor ajunge la valori cuprinse între 0 şi 3^0C, iar polenul se află în faza de diviziune a nucleului.

Plantele termofile supuse temperaturilor de răcire pot să sufere *vătămări elastice*, care sunt reversibile, sau *vătămări plastice,* care sunt ireversibile şi pot să ducă la moartea plantelor.

După viteza de reacție față de răcire, Seible (1939) împarte plantele în două tipuri: 1 şi 2.

Tipul 1 cuprinde plante care prezintă pete pe frunze după câteva ore de răcire, datorită dezorganizării ultrastructurii citoplasmei şi infiltrației spațiilor intercelulare cu apă:

Tipul 2 cuprinde plante mai rezistente, care se ofilesc numai după 5-6 zile de răcire.

În cazul primului tip există *leziuni directe,* iar în cazul tipului 2 există *leziuni indirecte.*

Leziunea directă apare atunci când planta este răcită brusc, deci în urma unui ,,şoc rece" , ceea ce se poate explica prin creşterea bruscă a permeabilității protoplasmei

şi a membranelor plastice ale celulei. Odată cu apa ies afară din celulă şi unele substanţe solubile în apă. În cazul cartofului, supus un timp mai îndelungat la răcire, s-au găsit scurgeri de cinci ori mai mari decât la martor, potasiul fiind aproape eliminat.

Lyons şi Asmundson explică creşterea permeabilităţii celulare în urma răcirii prin *solidificarea lipidelor* din membranele plasmatice ale celulelor. Odată cu solidificarea lipidelor se produce şi o contracţie a lor, fenomen care poate să producă fisuri în plasmalemă. La temperaturi mai mici de 4^0C fisurile sunt mai mari, iar scurgerile din celule mai intense. Dacă survine o încălzire rapidă înainte de pierderea totală a conţinutului celular şi dacă în urma încălzirii lipidelor solidificate ale plasmalemei se relichefiază, semipermeabilitatea membranei se restabileşte.

Leziunea indirectă sau **de răcire lentă** se produce după zile sau săptămâni de frig continuu. Se presupune că afecţiunea nu este nu este cauzată de creşterea permeabilităţii celulare, ci de importante perturbări metabolice.

Leziunea de răcire lentă mu se manifestă de la început în mod vizibil, ci prin fenomene invizibile, care se exteriorizează mai târziu. La început sunt afectate anumite reacţii biochimice, ceea ce se repercutează negativ asupra principalelor procese fiziologice a căror valoare se modifică; mai târziu se manifestă prin diferite simptome vizibile, macroscopic şi microscopic.

Mişcarea citoplasmei sau cicloza este cel mai spectaculos efect vizibil. Încă din 1864 Sachs a observat încetarea mişcării protoplasmei din perişorii radiculari la castravete şi tomate, la temperaturi cuprinse între 10 şi 12^0C, iar alţi cercetători au constatat că mişcarea citoplasmatică a rămas abia perceptibilă, după 1-2 minute la 10^0C, în perişorii peţiolului la specii sensibile la răcire şi a încetat total la temperaturi cuprinse între 5 şi 0^0C. Prin modificarea gradului de permeabilitate a membranei externe a cloroplastului, la temperaturi scăzute, fotosinteza plantelor sensibile este dereglată şi atinge valori inferioare punctului de compensaţie; glucidele sunt consumate în cantitate mai mare decât sunt sintetizate, iar fenomenul de inaniţie ar putea să apară la diferite organe ale plantei sau la planta întreagă.

Importante perturbări respiratorii la nivelul celulei pot fi cauzate de modificarea permeabilităţii membranei mitocondriale: creşte coeficientul respirator la începutul leziunii, se înlesneşte contactul dintre substratul supus oxidării şi moleculele de enzime respiratorii şi se produce inhibarea activităţii sistemului mitocondrial şi instalarea respiraţiei anaerobe. Din cauza oxidărilor incomplete care au loc în condiţiile deficitului de oxigen, fenomen caracteristic respiraţiei anaerobe, apar produşi toxici pentru celulă, cum sunt: H_2O_2 şi CO_2. Un important fenomen respirator este creşterea exagerată a respiraţiei la temperaturi ridicate, după trecerea plantelor de la tratament de răcire la tratament de încălzire.

La plantele horticole, simptomele vizibile ale leziunii de răcire variază cu ţesutul şi cu amploarea leziunii şi evoluează mai repede dacă ţesutul sau organul este transferat la căldură imediat după răcire. Cele mai evidente simptome sunt adâncirea suprafeţei zonei necrozate şi decolorarea exterioară.

Încă din anul 1896 Molisch a descris o pătare brună la plantele tropicale, sensibile la frig, după o expunere de scurtă durată la temperaturi scăzute. Coaja bananelor verzi, expuse la răcire, devine cenuşie, galbenă închis sau chiar neagră. La castraveţi apare un fenomen tipic de adâncire a suprafeţei fructului. Adânciturile rezultă din vătămarea celulelor de sub epiderma fructului, urmată de invazia microorganismelor

care descompun fructul. Unele țesuturi se decolorează atât la interior cât şi la exterior ca urmare a răcirii.

Opărirea merelor se prezintă ca o decolorare brună, care dă epidermei un aspect fiert. Apare la fructele depozitate timp îndelungat la temperaturi cuprinse între 0 şi 4^0C. la unele soiuri acest simptom cuprinde în scurt timp majoritatea pulpei.

Simptomele mai sus descrise nu sunt specifice numai leziunii de răcire. Adâncirea suprafeței fructelor poate fi indusă şi la temperaturi ridicate dacă fructele sunt ținute în atmosferă săracă în oxigen sau îmbogățită în CO_2.

12.1.2. Modificări biochimice şi metabolice

În țesuturile afectate de răcire s-au înregistrat intensificări ale activității invertazei, catalazei, piruvat-decarboxilazei şi alcool – dehidrogenazei, glucozo-6-fosfatdehidroge-nazei, fosfoenol-piruvat-carboxichinazei etc. În acelaşi timp s-a constatat reducerea activității unor sisteme, ca: malat-dehidrogenaza, pectinesteraza etc. După cum se vede, întregul sistem enzimatic al ciclului Krebs este afectat de răcire.

Degradarea amidonului. Este cunoscut faptul că sub influența frigului activitatea amilazei trece de la sinteză la hidroliză. Hidroliza amidonului are loc în tuberculii de cartof surprinşi de îngheț şi se manifestă practic prin îndulcirea cartofilor. Acelaşi fenomen se constată la pomi şi vița de vie, când rezervele de amidon din scoarță sau de la baza mugurilor se hidrolizează transformându-se în zaharoză sau glucoză. Zaharurile măresc concentrația sucului celular şi prin aceasta realizează coborârea punctului de îngheț al sucului celular şi protejarea coloizilor plasmei împotriva coagulării.

Degradarea proteinelor. În anul 1918, Pantanelli a descoperit un intens proces de proteoliză la fasole, tomate şi tutun, sub acțiunea frigului. Dacă această hidroliză a proteinelor depăşeşte un anumit nivel se produce moartea plantei.

Seible (1939) stabileşte că în primul rând sunt atacate proteinele protoplasmei, respectiv substanțele de constituție ale celulei. Odată cu aceasta este dezorganizată structura submicroscopică a citoplasmei celulare, cu efecte grave asupra activității vitale a celulei şi a plantei. Macromolecula proteică este desfăcută de către proteinaze şi transformată în aminoacizi. La rândul lor aminoacizii sunt dezaminați, iar în celulă se acumulează amoniac, toxic pentru celulă şi pentru planta întreagă.

Activitatea oxidativă a peroxidazei. V. N. Joikevici (1955) a constatat intensificarea activității de oxidare a peroxidazei; în celule se acumulează apă oxigenată care este toxică pentru celule şi pentru planta întreagă.

12.1.3. Mecanismul rezistenței la răcire

Mecanismul chimic implicat în procesul de creştere a rezistenței la răcire nu este bine cunoscut. Lyons şi col. (1964) au găsit un conținut sporit de acizi graşi nesaturați în mitocondrii, la plantele rezistente față de cele nerezistente la frig. Cu ajutorul carbonului radioactiv, Harris şi James (1969) au constatat intensificarea formării de acizi graşi nesaturați sub influența temperaturilor scăzute la semințe de floarea –soarelui, in şi ricin.

Christopher (1969) este de părere că formarea peroxizilor lipidici din acizii graşi nesaturați ai membranelor plasmatice are un caracter foarte dăunător. Enzima

glutation-peroxidaza poate cataliza reducerea peroxizilor tuturor acizilor graşi polinesaturaţi care apar în membranele organitelor celulare.

Este posibil deci ca lipidele membranei să fie în mod obişnuit protejate împotriva peroxidării prin puterea mai mare de reducere a celulelor cu activitate metabolică activă. Când însă celulele sunt răcite, metabolismul lor se reduce iar puterea reducătoare scade. În acest caz, lipidele membranei ar putea forma peroxizi, iar membrana îşi pierde proprietatea de semipermeabilitate.

12.1.4. Posibiliăţi de reducere a efectului negativ al frigului

Aclimatizarea şi călirea sunt termeni folosiţi curent şi cuprind diferite modificări fiziologice şi biochimice care facilitează trecerea plantelor de la o stare fiziologică sensibilă la o stare fiziologică de rezistenţă, la condiţii nefavorabile de viaţă. Există experienţe care indică posibilitatea creşterii rezistenţei plantelor prin expunere treptată şi repetată la temperatură puţin deasupra domeniului de răcire.

Reducerea efectului negativ al frigului asupra plantelor se poate face şi prin *tratarea plantelor cu temperatură alternativă.* Acţiunea dăunătoare a frigului poate fi redusă prin întreruperea tratamentului de răcire cu tratament de încălzire (peste 20^0C), fapt constatat la diferite tipuri de ţesuturi vegetale, cu condiţia ca ţesutul respectiv să revină la temperatura de încălzire înainte de apariţia modificărilor degenerative.

O importantă afecţiune a merelor, numită ,, stricarea merelor la temperatură scăzută" este cauzată de acumularea acidului acetic în timpul depozitării prelungite la temperatură scăzută. Tratamentele care au stimulat pierderea apei din ţesuturi au redus acidul acetic, accelerând evacuarea sa sub formă de esteri acetaţi sau sub formă de acid liber, reducând astfel sensibilitatea la afecţiune.

12.2. Acţiunea dăunătoare a temperaturilor scăzute negative asupra plantelor

12.2.1. Principii şi definiţii privind rezistenţa la ger şi iernare

Limitele de temperatură între care plantele de cultură, ca şi cele din flora spontană, îşi desfăşoară activitatea vitală în mod activ sunt relativ restrânse. Pentru majoritatea plantelor aceste limite sunt cuprinse între 1 şi 45^0C. Activitatea vitală mult redusă este posibilă şi la temperaturi sub 0^0C, dar până la -10^0C, la care majoritatea proceselor fiziologice încetează. Circulaţia apelor în tulpina plantelor, de exemplu încetează la temperatura de -7^0 -8^0C.

Noţiunea de rezistenţă la ger nu este identică cu noţiunea de rezistenţă la iernare. Prin *rezistenţă la ger* înţelegem capacitatea plantelor de a supravieţui la temperaturi scăzute mult sub zero grade. Prin *rezistenţa la iernare* înţelegem capacitatea plantelor de a suporta, fără vătămări semnificative, ansamblul condiţiilor nefavorabile din perioada de iarnă, respectiv alternanţa dintre perioade de ger cu perioade mai lungi sau mai scurte de temperaturi scăzute pozitive, însoţite de ninsori, ploi, topirea zăpezii, polei etc.

Plantele anuale suportă iarna sub formă de seminţe mature şi uscate, foarte rezistente la ger. Majoritatea plantelor perene pierd organele aeriene şi iernează sub

formă de bulbi, rizomi, tuberculi, bine protejați împotriva gerului printr-un strat de pământ şi zăpadă.

Arborii de pădure, arbuştii cu frunze permanent verzi, cerealele de toamnă, trifoiul şi lucerna, ierburile multianuale etc., suportă în mod activ acțiunea temperaturilor negative din cursul iernii. Esențele lemnoase, ale căror frunze cad toamna, trec prin iarnă în mod pasiv, planta întreagă găsindu-se în stare de repaus. Tot în mod pasiv suportă şi rigorile iernii şi plantele care iernează sub formă de tuberculi, bulbi, rizomi, semințe
Rezistența la ger a unor organe ale plantei nu este totală şi generală. La plantele ierboase suferă în primul rând partea aeriană şi numai în caz extrem tulpinile subterane şi rădăcinile sau rizomii. La plantele lemnoase, mai sensibili sunt lăstarii care n-au ajuns la maturitate fiziologică în toamnă. Partea cea mai sensibilă a lăstarilor sunt mugurii şi vârfurile vegetative.

Pagubele produse de ger ajung în anumiți ani la cifre uriaşe. Importante pagube provoacă gerul pomilor şi viței de vie, putând desființa plantații întregi în anumiți ani.

Înghețurile târzii de primăvară cauzează pagube importante culturilor de cartof, castravete, tomate, fasole etc., iar cele timpurii de toamnă produc pagube legumelor şi altor culturi tardive (tab. 12).

Tabelul nr. 12

Temperatura minimă (^{0}C) care determină moartea parțială a unor organe la câteva plante de cultură

Planta	Floarea şi mugurul	Frunza	Tulpina	Fructe necoapte şi sămânța
Dovleac	1,5	0,5	0,0	-0,5
Castravete	2,0	1,5	1,0	0,5
Bumbac	0,5	0,5	-1,0	-0,5
Ricin	1,2	0,5	-0,5	-0,7
Fasole	0,5	0,3	-1,0	-1,2
Tutun	0,5	0,0	-	-
Arahide	0,7	-0,6	-0,8	-
Tomate şi pepene	1,0	1,0	0,5	0,0
Hrişcă	0,5	-0,7	-1,0	-1,0
Porumb	0,2	-0,8	-1,2	-1,5
Cartof	-0,5	-0,8	-1,5	-
Bob	0,0	-0,5	-1,0	-
Soia	-0,5	-1,0	-1,5	-2,0
Floarea-soarelui	-1,0	-2	-3,0	-2,5

În timpul iernii asupra plantelor acționează un complex de factori nefavorabili cum sunt:

a) *acţiunea directă a gerului,* care provoacă scăderea progresivă a temperaturii aerului, uscarea frunzelor, datorită unor vânturi uscate şi reci, scăderea bruscă a temperaturii aerului la venirea iernii fără o călire prealabilă a plantelor;
b) *acţiunea stratului de zăpadă,* care poate să provoace asfixierea plantelor, mai ales dacă survine topirea zăpezii sau o ploaie, urmată de îngheţ brusc ce înlesneşte formarea unei cruste de gheaţă la suprafaţa zăpezii;
c) *acţiunea indirectă a gerului,* care provoacă fenomenul ,,descălţării" şi ruperea rădăcinilor, datorită dilatării solului şi favorizează atacul unor paraziţi.

Faţă de aceste pericole este necesară participarea specialiştilor şi practicienilor la stabilirea cauzelor dominante care determină pagubele produse de ger în fiecare zonă geografică a ţării, spre a se lua măsuri corespunzătoare de prevenire şi combatere a efectelor nefavorabile. Sectorului de cercetare în domeniul fiziologiei vegetale îi revine sarcina de a stabili bazele fiziologice ale proceselor de adaptare şi supravieţuire, găsirea unor metodici eficiente de alegere a materialului biologic rezistent la ger şi iernare. În lupta cu acţiunea nefastă a gerului şi a condiţiilor de iernare asupra plantelor cultivate, alegerea unor forme mai bine adaptate diferitelor condiţii ecologice rămâne calea principală care asigură obţinerea unor succese de valoare.

12.2.2. Cauzele pierii plantelor sub acţiunea gerului

Teoria ruperii membranelor celulare şi a vaselor lemnoase. Primele teorii privind cauzele morţii plantelor sub acţiunea temperaturilor scăzute negative au avut un caracter unilateral. Teoria ruperii membranelor celulare şi a vaselor lemnoase explică moartea plantelor sub acţiunea îngheţului, prin analogia cu spargerea paharului de sticlă în care îngheaţă apa. Moartea celulelor sub acţiunea îngheţului a fost imaginată ca fiind rezultatul crăpării membranei celulare în urma dilatării conţinutului celular îngheţat. Experimental, însă, nu s-au găsit vase lemnoase sau liberiene şi nici membrane celulare rupte din cauza dilatării.

Teoria congelării intracelulare. La răcirea bruscă, cu viteză mai mare de 10^0C pe minut, are loc aşa numitul ,, şoc rece" , care exercită leziuni primare directe asupra celulelor, ceea ce duce la moartea plantelor. Sub acţiunea îngheţului brusc se formează rapid mari cantităţi de gheaţă în interiorul celulei, acolo unde se găseşte apă liberă (vacuolă, protoplasmă, membranele plasmatice, membranele organitelor citoplasmatice).

Întrucât protoplasma celulelor este foarte fin structurată,formarea cristalelor de gheaţă în masa de protoplasmă afectează ultrastructura plasmei fundamentale şi odată cu aceasta funcţia sa fiziologică în viaţa celulei. Cristalele de gheaţă din protoplasmă pot să separe organitele celulare, iar prin creştere să întrerupă legăturile funcţionale ale acestora. Formarea cristalelor de gheaţă în membranele plasmatice (plasmalemă, tonoplast) le destramă ultrastructura şi se pierd însuşirile de semipermeabilitate. Formarea cristalelor de gheaţă în membranele organitelor celulare duce la dezorganizarea acestora şi la pierderea funcţiei fiziologice, ceea ce afectează viaţa celulei.

Toate aceste afecţiuni produc vătămări importante integrităţii celulare şi perturbări majore ale permeabilităţii celulare, fenomene care duc la moartea imediată a celulei.

În cazul înghețului lent, se evită parțial congelarea intracelulară, prin creşterea permeabilității membranelor plasmatice sub acțiunea temperaturii scăzute, ceea ce permite ieşirea unei cantități de apă afară din celulă, într-un timp foarte scurt.

Se pot considera rezistente la ger sau îngheț acele celule care au o bună permeabilitate a membranelor plasmatice pentru apă şi ca urmare se pot deshidrata rapid, evitând congelarea conținutului celular.

Leziunea celulei sub acțiunea înghețului brusc sau lent ar avea la bază denaturarea reversibilă sau ireversibilă a proteinelor protoplasmei celulare.

În cazul celulelor congelate brusc în aer lichid, cristalele de gheață se formează extrem de rapid, acolo unde se află apa în celulă. La începutul congelării atât celulele, cât şi mediul extern suferă un proces de suprarăcire, după care în mediu apar puncte de nucleație în jurul cărora se formează cristalele. Aceste cristale cresc mereu în volum până când devin mai mari decât macromoleculele proteice din protoplasma celulei. Asemenea cristale pot să se formeze între mănunchiurile de macromolecule proteice şi dispun de o foarte mare forță de deshidratare a proteinelor celulare.

Pe măsură ce cristalele deshidratează proteinele protoplasmei, ele cresc în volum şi exercită o apăsare mecanică asupra moleculelor proteice, care se apropie una de alta, favorizând agregarea şi coagularea proteinelor. Dacă agregarea (coagularea) afectează lipoproteinele membranei plasmatice (plasmalema) are ca rezultat pierderea semipermeabilității celulare şi implicit moartea celulei.

Leziunea celulei prin deshidratare excesivă. Dacă o celulă suprarăcită este înconjurată de gheață sau de o soluție pe punctul de a îngheța, raportul dintre tensiunea internă a vaporilor de apă şi cea externă, creşte odată cu scăderea temperaturii şi se produce o deshidratare forțată, care determină moartea celulei.

Celulele răcite mai lent de 10^0C pe minut sunt plasmolizate prin deshidratare şi nu conțin gheață intracelulară, pe când cele răcite cu viteză de peste 10^0C pe minut sunt foarte puțin plasmolizate şi conțin importante cantități de gheață intracelulară. Fotografii executate la microscopul electronic confirmă cele de mai sus.

Congelarea intracelulară devine deci posibilă numai peste o anumită viteză critică de răcire a țesuturilor, funcție de specie şi de permeabilitatea pentru apă a celulei.

Leziunea prin rehidratare după îngheț. La plantele superioare leziunea celulară este influențată nu de deshidratarea care se petrece înainte de îngheț, ci de refacerea hidratării în timpul dezghețului. Dacă dezghețul se produce lent, refacerea hidratării se desfăşoară normal, iar celulele nu suferă; dacă dezghețul se produce rapid, apa invadează spațiile intracelulare şi creează condiții de anaerobioză pentru celulele țesutului, cu toate consecințele nefaste care urmează. Cauza vătămării celulei sau țesutului, în cazul dezghețului rapid, pare a fi *şocul osmotic.*

La cerealele de toamnă s-au constatat vătămări puternice, chiar distrugerea culturilor, dacă după o perioadă de îngheț survine brusc un interval de câteva zile de ,,moină" , cu temperaturi foarte ridicate. Dezghețarea rapidă produce inundarea plasmei cu apă, distrugerea structurii micelare, ruperea plasmodesmelor şi moartea celulei.

Se consideră că fenomenele osmotice de acest gen ar putea să aibă un rol mult mai important în leziunea celulelor decât se apreciază în prezent.

Ipoteza disulfidică a leziunii celulare. J. Levitt a emis o teorie a leziunii de îngheț care se întemeiază pe modificări ale grupărilor sulfhidrice din proteinele celulei, respectiv din moleculele aminoacizilor cu sulf (cistină, cisteină, metionină, glutation).

Autorul susţine că pe măsură ce apa din celulă se transformă în gheaţă, proteinele de structură din citoplasmă sunt presate şi moleculele se apropie. În această situaţie, grupările sulfhidrice (- SH) ale moleculelor vecine se unesc şi se pierd H, transformându-se în grupări disulfidice (S-S), după următoarea reacţie: 2SH→ S-S + 2H

Se consideră că moartea protoplasmei celulare ar fi determinată de pierderea grupărilor SH, indispensabile proceselor vitale. S-a observat că la plantulele necălite sau la acelea care au suferit un proces de decălire, grupările SH se oxidează foarte uşor. Pe de altă parte, procesul de călire determină o rezistenţă sporită împotriva oxidării grupărilor SH.

Teoria congelării extracelulare. În cazul îngheţului lent se produce o deshidratare a celulelor, cu scoaterea apei libere în spaţiile intercelulare. În acest caz, apa îngheţată extracelular provocând unele leziuni secundare, indirecte, care sunt însoţite şi de unele modificări în reacţiile biochimice din celulă.

Teoria coagulării proteinelor. Lindforss (1896) a fost primul om de ştiinţă care a presupus că glucidele ar putea proteja proteinele plasmei celulare împotriva coagulării. În sprijinul acestei păreri,Gorke a adus dovezi experimentale concrete. El a congelat suc stors din frunze de cereale, la temperaturi de -4^0C până la -40^0C, şi a constatat că în sucul decongelat o parte din proteine au fost coagulate. Cu cât planta era mai rezistentă la îngheţ, cu atât era mai joasă temperatura necesară coagulării proteinelor. Adăugându-se zahăr sucului celular, înainte de congelare, s-a constatat o reducere a cantităţii de coagulat. Pe baza acestei constatări, Gorke a explicat leziunea de îngheţ fiind o coagulare a proteinelor protoplasmei celulare, iar rezistenţa la îngheţ ca fiind fenomenul de protejare a proteinelor împotriva coagulării de către glucidele solubile care se acumulează în celule în timpul călirii plantelor.

Mecanismul coagulării proteinelor celulare sub acţiunea gerului este rezultatul deshidratării puternice a acestor proteine de către cristalele de gheaţă, care se formează în spaţiile intercelulare sau între plasmalemă şi membrana celulozică. Cristalele de gheaţă formate în afara protoplasme dispun de o foarte mare forţă de atracţie pentru apă. Datorită acestui fenomen, apa din vacuolă şi din protoplasmă este extrasă în afară, unde îngheaţă, mărind cristalele de gheaţă din afara protoplasmei. În acest mod, masa de proteină celulară care alcătuieşte citoplasma este supusă unui intens proces de deshidratare, ceea ce duce la coagularea şi implicit la moartea celulei.

12.2.3. Călirea plantelor

Însuşirea de rezistenţă la ger a cerealelor de toamnă se formează toamna, după răsărirea plantelor şi se dezvoltă ulterior, sub influenţa temperaturilor din ce în ce mai scăzute şi a zilelor din ce în ce mai scurte care se succed în acest sezon. S-a observat că unele soiuri suportă îngheţuri mari în anumiţi ani, dar în alţi ani pier la îngheţuri slabe. Rezistenţa la ger este minimă vara şi atinge un maximum cursul iernii. Există, de asemenea, diferenţe în ce priveşte rezistenţa la ger între un organ şi altul sau în cadrul aceluiaşi organ între un ţesut sau altul (de exemplu, îngheţarea frecventă a vârfurilor la ramuri, la lăstari sau la corzile viţei de vie datorită unei căliri defectuoase).

Lumina are un rol deosebit de important în procesul de călire la ger a cerealelor de toamnă şi a altor plante. După un regim necorespunzător de lumină, plantele intră în iarnă plăpânde şi neînfrăţite sau abia înfrăţite, nu dispun de mari rezerve de glucide şi pier

sub acţiunea îngheţului şi dezgheţului. Dar în anii cu toamne lungi, senine şi însorite, plantele de toamnă intră în iarnă bine călite, iar glucidele care se formează în frunze toamna, în procesul de fotosinteză, se depun în nodurile de înfrăţire, mărind rezistenţa plantelor la gerul de iarnă.

Al doilea factor de mediu, deosebit de important în procesul de călire a plantelor de toamnă este *temperatura.* Acest factor favorizează desfăşurarea în bune condiţiuni a procesului de călire dacă se menţine la valori apropiate de 0^0C timp îndelungat, atât ziua cât şi noaptea.

În astfel de condiţii se realizează o acumulare normală a substanţelor protectoare, osmotic active (glucide solubile, acizi organici, aminoacizi cu sulf etc.) în sucul vacuolar, precum şi deshidratarea treptată a celulelor şi ţesuturilor plantei înainte de a intra în iarnă. Ca urmare a adaptării la condiţiile mediului ambiant soiurile care încep procesul de călire toamna devreme rezistă mai bine la ger, iar soiurile care au tendinţa de a vegeta şi după venirea frigului sunt mai sensibile la ger.

Trecerea plantelor la starea de repaus, caracterizat prin oprirea creşterii, este întotdeauna însoţită de o importantă sporire a rezistenţei la ger. Dimpotrivă, trecerea de la starea de repaus la o activitate vitală intensă, fenomen care se petrece primăvara, odată cu venirea căldurii şi în timpul căreia are loc reluarea creşterii,determină o puternică scădere a rezistenţei la ger. Din această cauză, îngheţurile de primăvară sunt mai dăunătoare decât gerurile de peste iarnă, deşi acestea au temperaturi mult mai scăzute.

În afara factorilor care măresc rezistenţa la ger, exisă şi factori care o micşorează: toamna noroasă, umedă şi rece; abundenţa de apă în ţesuturi şi celule; reacţia acidă a sucului celular; alternarea îngheţului cu dezgheţul; strat de zăpadă persistent pe o perioadă prea îndelungată.

Călirea plantelor lemnoase. Primul simptom vizibil de pregătire a plantelor lemnoase pentru iernare este căderea frunzelor, ca rezultat al influenţei temperaturilor din ce în ce mai scăzute, a scurtării treptate a zilei, a prelungirii nopţii, precum şi a modificării raportului dintre diferiţii hormoni existenţi în celulele plantelor.

Căderea frunzelor toamna la pomii fructiferi şi la majoritatea copacilor din zona temperată şi subpolară este un fenomen de adaptare la condiţiile nefavorabile de temperatură şi lumină. Plantele reţin în tulpini şi ramuri apa strict necesară pe durata iernii, când absorbţia se reduce foarte mult sau încetează cu totul. Înainte de căderea frunzelor asimilatele migrează din frunze în ramuri şi sunt folosite la îngroşarea şi suberificarea lăstarilor, lignificarea membranelor celulare, la fortificarea mugurilor şi transformarea mugurilor vegetativi în muguri floriferi.

Căderea prematură sau uscarea frunzelor din cauza secetei prelungite de vară sau a anumitor dăunători animali sau vegetali împiedică acumularea substanţelor de rezervă în ramuri şi deci maturizarea fiziologică a lemnului, ceea ce determină sensibilizarea la ger a pomilor. Din aceleaşi cauze defolierea prematură a pomilor se răsfrânge negativ asupra transformării mugurilor vegetativi în muguri de rod.

Când căderea frunzelor se prelungeşte până toamna târziu, călirea şi maturizarea lemnului la pomi este dereglată din cauza păstrării asimilatelor în frunze.

De aceea, atât la pomi cât şi la viţa de vie, rezistenţa la ger depinde în mare măsură de *coacerea fiziologică* a ramurilor şi lăstarilor şi de intrarea în repaus a mugurilor la momentul optim.

Procesul de călire a pomilor fructiferi, a viței de vie şi a celorlalte specii lemnoase se realizează în patru etape sau faze, fiecare fiind obligatorie pentru trecerea în etapa următoare.

Faza I începe cu intrarea în repaus relativ, în a doua jumătate a verii şi începutul toamnei. Acest fenomen se caracterizează printr-o acumulare intensă a amidonului în ramuri şi lăstari, acumularea azotului total şi proteic şi reducerea cantității de azot neproteic în celule şi țesuturi.

Faza a II-a constă în hidroliza enzimatică a amidonului din ramuri şi lăstari sub influența amilazelor, ceea ce se petrece toamna în condițiile zilelor din ce în ce mai scurte. Amidonul se transformă în glucide solubile simple, care măresc potențialul osmotic al celulelor şi concentrația sucului citoplasmatic, mai ales în țesuturile scoarței. Hidroliza amidonului durează aproximativ 30 de zile şi se realizează pe măsură ce scade temperatura, desfăşurându-se în bune condiții între +2 şi +5^{0}C. la sfârşitul acestei faze de călire pomii fructiferi vița de vie, arbuştii fructiferi şi toate celelalte specii de plante lemnoase multianuale suportă bine temperaturi de -15^{0}C şi chiar -20^{0}C.

Faza a III-a se desfăşoară la temperaturi negative de -2^{0}C până la-6^{0}C, uneori mai scăzute, şi constă în deshidratarea celulelor de unde apa trece în spațiile intercelulare, iar de aici se pierde în atmosferă în procesul de transpirație; în țesuturi scade procentul de apă liberă şi creşte procentul de apă legată, îndeosebi osmotic.

Faza a IV-a se desfăşoară la temperaturi foarte scăzute şi se caracterizează prin reducerea foarte pronunțată a schimbului de substanțe, mărirea vâscozității protoplasmei şi trecerea plantelor la repaus hibernal profund. Plasmodesmele care leagă protoplasma celulelor vecine se retrag în interiorul celulelor, plasmalema se desprinde de membrana celulozică şi apare astfel fenomenul de individualizare a celulelor ca reacție de adaptare la mediul nefavorabil. Celulele se izolează funcțional unele de altele ş duc o viață independentă.

În cazul speciilor pomicole mai rezistente la ger (mărul, cireşul, prunul etc.) se constată încetarea creşterii mai devreme, iar în timpul călirii în celulele acestor plante se petrec unele reacții fiziologice specifice, cum sunt:

- scăderea gradului de hidratare a celulelor şi țesuturilor, a permeabilității celulare, a conținutului de amidon şi aminoacizi liberi;
- creşterea conținutului de apă legată, proteine, lipide, glucide solubile şi a complexului de lipide şi substanțe tanante;
- păstrarea peste iarnă a unei cantități de clorofilă în scoarța ramurilor şi sporirea stabilității cloroplastelor din ramuri şi lăstari.

La speciile mai sensibile la ger (caisul şi piersicul), în țesuturile plantelor rămâne o cantitate mai mare de apă liberă şi de aminoacizi liberi, iar cloroplastele se micşorează, se contopesc şi trec într-o masă granuloasă aglutinată. Dintre acestea, piersicul este foarte sensibil la ger şi poate fi distrus n masă în iernile mai aspre. Soiurile de piersic mai indicate pentru condițiile naturale din țara noastră se caracterizează prin încetarea mai timpurie a creşterii lăstarilor, conținut mai mare de substanță uscată, amidon şi apă legată.

Procesele fiziologice şi biochimice caracteristice perioadei de călire. În procesul călirii plantelor au loc importante modificări biochimice.

Acumularea glucidelor. Fenomenul de „ îndulcire" a plantelor atunci când sunt expuse la temperaturi joase este cunoscut din antichitate de pe vremea lui Plinius.

La plantele erbacee, acumularea glucidelor solubile se face îndeosebi în nodurile de înfrățire, mai puțin în frunze şi foarte puțin în rădăcini.

În mod obişnuit, concentrația de glucide solubile crete toamna pe măsură ce plantele se călesc şi scade primăvara pe măsură ce plantele se decălesc. Asemenea modificări în concentrația glucidelor au loc atât la plantele erbacee de toamnă, cum sunt grâul şi secara, cât şi în plantele multianuale lemnoase şi erbacee.

Glucidele solubile pot spori rezistența la ger pe două căi:

- *prin efect osmotic*, fenomen care constă în acumularea de glucide solubile în vacuolă, mărind concentrația sucului celular şi coborând punctul de congelare al acestuia. În acelaşi timp se reduce cantitatea de gheață care s-ar putea forma în vacuolă datorită intensificării procesului de deshidratare celulară sub acțiunea gerului;
- *prin efect metabolic,* deoarece fiind metabolizate în protoplasmă, la temperaturi joase de călire, glucidele produc modificări protectoare importante, care sporesc supraviețuirea la temperaturi cu mult mai scăzute decât se realizează prin efect osmotic.

În procesul de călire, acumularea glucidelor solubile determină inactivarea unor substanțe naturale de creştere (auxine libere şi legate), ceea ce duce la diminuarea procesului de creştere pe cale metabolică înainte de venirea iernii. Un conținut ridicat de auxine în celule împiedică desfăşurarea celei de-a doua faze a procesului de călire, iar țesuturile rămân sensibile la ger.

În ultimul timp, o mare atenție a fost acordată oligoglucidelor (glucopolifructozani) care se sintetizează în perioada de călire şi, alături de monoglucide, joacă un important rol de mărire a potențialului de rezistență la ger a cerealelor de toamnă.

Rolul protector al glucidelor constă în coborârea punctului de congelare a sucului vacuolar, trecerea coloizilor plasmatici din starea de sol în starea de gel, umplerea rețelei de gel cu soluție osmotic activă protectoare, reținerea apei pe cale osmotică şi formarea unui înveliş protector de apă legată în jurul particulelor coloidale lipoproteice, din protoplasma celulară.

Sinteza acizilor organici. În procesul de călire a cerealelor de toamnă se intensifică sinteza unor acizi organici, mai ales forma redusă a acidului ascorbic. Acidul ascorbic este un important agent de oxidoreducere, ce se acumulează în țesuturile în care predomină creşterea prin extensie celulară, de 5,5 ori mai mult decât în nodurile de înfrățire unde predomină procese de diviziune celulară.

În cursul iernii, acidul ascorbic joacă un rol deosebit de important în sinteza, absorbția şreținerea de către protoplasmă a unor substanțe protectoare, cum sunt glucidele.

Acumularea proteinelor. În prima faza a procesului de călire creşte conținutul de substanțe proteice solubile, se dublează cantitatea de aminoacizi liberi, îndeosebi prolina şi acidul glutamic, precum şi amidele (asparagina şi glutamina), care se acumulează intens în frunze şi nodul de înfrățire şi mai puțin în rădăcini.

Deşi conținutul total de aminoacizi nu este corelat pozitiv cu o mare rezistență la ger, aminoacidul specific prolină a fost găsit de către numeroşi cercetători că se acumulează în pante la temperaturi de călire şi scade cantitativ la decălire. Corelația pozitivă dintre conținutul de prolină şi rezistența la ger este mai bună decât în cazul glucidelor.

Începând cu faza a doua de călire scade cantitativ proteina brută din nodurile de înfrățire, în schimb creşte conținutul de triptofan şi tirozină, aminoacizi cu rol activ, din punct de vedere fiziologic, în capacitatea de adaptare a plantelor la temperaturile negative din cursul iernii.

Activitatea enzimatică. În perioada călirii plantelor, în special în faza a doua de călire, are loc o intensificare a activității hidrolitice a invertazei, proteazei, catalazei, dehidrazei şi îndeosebi a peroxidazei.

Acumularea unor substanțe organice neglucidice. Există anumite relații între procesul de călire şi acumularea în celule şi țesuturi a unor substanțe organice (aminoacizi cu sulf, acizi nucleici, antociani etc.) cu rol de protecție împotriva gerului.

Metabolismul fosforului. În prima fază a călirii creşte conținutul de fosfor din fracțiile fosfolipidice, creşte conținutul de fosfor macroergic şi fosforul organic solubil în acizi. Paralel scade, în mod treptat, fosforul anorganic, fosforul din nucleotide şi din fracția fosfolipidelor.

12.2.4. Bazele genetice ale potențialului de rezistență la ger

Rezistența la ger este o însuşire complexă, poligenică şi cantitativă, care se moşteneşte aşa cum se moştenesc şi alte caractere cantitative. Această concluzie a fost confirmată în toate încrucişările făcute între părinți care contrastează din acest punct de vedere.

În încrucişările sexuate, sensibilitatea la ger este dominantă față de rezistența la ger.

În F_1 transmiterea rezistenței la ger a grâului se înscrie între limitele determinate de rezistența genitorilor. În F_2 apare o variabilitate discontinuă, ceea ce se explică prin diferențe genetice mari între formele genitoare. În F_3 apare o segregație transgresivă în sens pozitiv,datorită constituției genetice divergente a părinților.

Cele mai bune rezultate în activitatea de creare a unor forme rezistente la ger şi iernare au fost obținute prin hibridări interspecifice (de exemplu, grâu cu secară) sau între soiuri îndepărtate geografic.

12.2.5. Factorii externi care influențează rezistența la ger şi la iernare a plantelor

Potențialul genetic de rezistență la ger şi iernare a diferitelor specii de plante este modificat de ansamblul factorilor care alcătuiesc mediul înconjurător de viață.

Principalele grupe de factori externi sunt de natură climatică, edafică, biologică şi agrotehnică.

Printre *factorii climatici* cu influențe radicale asupra plantelor care iernează în stare vegetativă, în zonele temperate, subpolare şi polare, se pot menționa: temperatura aerului, cu pragurile termice minime survenite neprevizibil în timpul iernii; temperatura solului; lumina; umiditatea sau seceta solului; stratul de zăpadă, cu grosimi protectoare sau dăunătoare; crusta de gheață, vătămătoare prin asfixierea sistemului radicular.

Factorii edafici care intervin în relația dintre sol şi plantă în timpul nopții sunt: tipurile de sol cu mari variații de structură, textură, porozitate; componență mecanică şi

mineralogică, panta şi expoziţia terenului; microrelieful; umflarea solului prin îngheţare, care produce fenomenul de „descălţare" a plantelor, în primăvară.

Supravieţuirea plantelor de iarnă este periclitată şi de acţiunea dăunătoare a unor *factori biotici* (mucegaiuri, bacterii, ciuperci) dintre care cel mai frecvent este mucegaiul de zăpadă (*Fusarium nivale*).

Ansamblul măsurilor agrofitotehnice aplicate în toamnă influenţează în mod hotărâtor, asupra comportării plantelor în perioada de iarnă. De o mare importanţă este calitatea superioară a seminţelor din soiul sau specia cu potenţial ridicat de rezistenţă la ger. De asemenea, epoca optimă de semănat pentru intrarea culturilor în faza cu rezistenţa maximă la ger, adâncimea optimă de semănat şi sistemul de fertilizare echilibrată sunt factori agrotehnici ce pot fi reglaţi de cultivatori în vederea asigurării unor condiţii de rezistenţă sporită a plantelor la trecerea prin anotimpul rece al iernii.

12.3. Fiziologia rezistenţei plantelor la secetă

Rezistenţa plantelor la secetă constituie o problemă deosebit de importantă pentru agricultura mondială, deci şi pentru ţara noastră, dacă avem în vedere întinderile foarte mari ale zonelor geografice de pe suprafaţa pământului care sunt afectate de secetă.

Sub acţiunea secetei plantele suferă din cauza deshidratării celulelor şi a ţesuturilor şi din cauza creşterii considerabile a temperaturii corpului lor. Rezistenţa plantelor la secetă cuprinde deci capacitatea de a rezista la deshidratare (rezistenţa la uscăciune) şi capacitatea de a suporta supraîncălzirea (rezistenţa la arşiţă).

Rezistenţa la arşiţă nu include întotdeauna şi rezistenţa la secetă. Plantele suculente (Cactaceele) prezintă o mare rezistenţă la căldură, dar nu rezistă la deshidratare.

Dintre adaptările anatomice şi morfologice ale plantelor la secetă, un rol deosebit de important îl are tipul şi creşterea sistemului radicular al plantelor. Sistemele radiculare adânci şi ramificate conferă o mare rezistenţă la secetă.

Rezistenţa la secetă este o proprietate care se formează şi evoluează în procesul de ontogeneză şi se bazează pe întreaga filogenie a speciei respective. Plantele rezistente la secetă sunt acelea care în procesul de ontogeneză sunt capabile să se adapteze efectelor secetei, pot creşte, se pot dezvolta şi pot să realizeze producţii normale pe baza unor proprietăţi câştigate în procesul de evoluţie sub influenţa condiţiilor de mediu şi a selecţiei naturale.

12.3.1. Ofilirea temporară şi permanentă

Există două feluri de secetă: secetă atmosferică şi secetă pedologică sau seceta solului.

Seceta atmosferică se caracterizează prin temperatură ridicată şi umiditatea aerului relativ scăzută (10-20%) şi care acţionează prin încălzirea puternică a frunzelor sub acţiunea radiaţiilor solare, intensificarea exagerată a transpiraţiei şi dezechilibrul dintre absorbţie şi transpiraţie, fenomen ce stă la baza ofilirii. Pagube deosebit de mari sunt provocate de vânturile fierbinţi şi uscate; se usucă mai ales frunzele de la baza tulpinilor, precum şi organele florale.

Dacă seceta atmosferică durează prea mult se usucă şi solul, ajungându-se la seceta solului sau seceta pedologică.

Seceta pedologică apare la noi către sfârşitul verii, ca o consecinţă a insuficienţei precipitaţiilor. În aceste condiţii, bilanţul de apă al plantelor devine progresiv deficitar. La început se manifestă un deficit restant, care se accentuează de la o zi la alta, iar după un timp planta nu mai poate reface turgescenţa nici noaptea. Rezerva de apă din sol scade sub coeficientul de ofilire, până la cantitatea inaccesibilă plantelor (apă moartă). Aceasta determină fenomenul de ofilire a plantelor, care la început se manifestă ,, temporar" , iar mai târziu ,, de durată".

Cele două feluri de secetă pot să acţioneze separat sau concomitent, ceea ce accentuează efectele nefavorabile asupra plantelor.

Ofilirea temporară. Vara pe timp de arşiţă, mai ales la orele de amiază, când atmosfera este deficitară în vapori de apă, plantele se ofilesc şi îşi pierd turgescenţa. Fenomenul apare din cauza unui dezechilibru între absorbţia radiculară şi transpiraţie, chiar dacă mai există apă în sol. Ofilirea plantei are caracter temporar, de câteva ore în cursul zilei, dar spre seară sau în cursul nopţii organele aeriene ale plantei revin la starea de turgescenţă, completând deficitul de apă prin absorbţie din sol. A doua zi fenomenul se repetă.

Ofilirea permanentă. Când seceta atmosferică se suprapune peste cea pedologică şi acţionează concomitent, deficitul de apă din plante nu se mai restabileşte în cursul nopţii şi devine ,,deficit restant" , care creşte de la o zi la alta. Deficitul restant sau rezidual apare la plante dimineaţa, înainte de răsăritul soarelui. Când se epuizează întreaga cantitate de apă accesibilă plantelor din sol, bilanţul hidric al plantelor se dezechilibrează, iar plantele ajung la starea de ofilire permanentă sau de durată; starea de turgescenţă a plantelor nu se mai reface, începe concurenţa pentru apă dintre organe, frunzele tinere absorb apa din frunzele bătrâne, din vârfurile vegetative, flori şi fructe tinere.

Aceste modificări determină stagnarea creşterii, uscarea frunzelor bazale, avortarea ovarelor şi căderea fructelor. Plantele rezistente la secetă pot pierde o cantitate mare de apă fără să sufere prea mult, în timp ce plantele sensibile la secetă prezintă dereglări ale proceselor fiziologice chiar la deficite reduse de apă din ţesuturi. Deficitul hidric reducerea creşterea, în special în faza de alungire a celulelor, plantele sunt pipernicite şi dau o producţie slabă.

12.3.2. Modificări fizice şi biochimice la plante sub acţiunea secetei

Sub acţiunea secetei în celule se modifică vâscozitatea şi elasticitatea protoplasmei. După trei zile de secetă, vâscozitatea protoplasmei creşte şi începe călirea plantei la secetă, ca o reacţie de adaptare-apărare a plantei faţă de efectele deshidratării.

Seceta solului cauzează diferite modificări biochimice. Deshidratarea provoacă hidroliza amidonului în celule şi ţesuturi, plantele au coeficienţii respiratori mai mari decât în mod obişnuit, translocarea glucidelor din frunze în spice este mai lentă de 2-3 ori, frunzele acumulează zaharuri dar se reduce cantitatea de compuşi cu fosfor.

Seceta solului şi deshidratarea plantelor determină importante modificări în metabolismul nitric; sinteza proteinelor este inhibată, iar procesele de degradare a proteinei devin mai active. În timpul ofilirii puternice scade energic cantitatea de azot proteic prin procese de hidroliză enzimatică, cu formare de aminoacizi, iar prin

dezaminare apare amoniacul în cantităţi ce devin toxice pentru protoplasma vie. Concomitent sunt descompuşi hidrolitic şi alţi compuşi, cum sunt polizaharidele. De asemenea, are loc predominanţa reacţiilor de hidroliză faţă de reacţiile de sinteză, atât în timpul supraîncălzirii, cât şi în timpul deshidratării.

12.3.3. Metode de combatere a efectelor secetei

Cel mai eficace mijloc de luptă împotriva secetei este *irigarea culturilor* care trebuie să asigure apa necesară plantelor, mai ales în perioadele critice ţinând seama de evoluţia secetei pedologice şi de stadiul de creştere şi dezvoltare a plantelor.

Altă posibilitate de combatere a secete este *crearea şi cultivarea unor soiuri rezistente* atât la plantele anuale de câmp cât şi la cele la cele hortiviticole, cu toate că acestea din urmă suferă mai puţin, datorită sistemului lor radicular mai profund.

O altă posibilitate este *zonarea soiurilor* funcţie de condiţiile pedoclimatice ale diferitelor zone geografice şi de frecvenţa perioadelor e secetă.

Administrarea îngrăşămintelor organice şi chimice, mai ales cu fosfor şi microelemente contribuie la dezvoltarea xeromorfismului şi este o cale eficientă de lupă contra efectelor secetei. De real folos în combaterea secetei sunt lucrările agrotehnice de afânare a solului şi de distrugerea buruienilor, care contribuie la menţinerea apei în sol, precum şi folosirea perdelelor de protecţie pentru menţinerea zăpezii în cursul ierni.

12.3.4. Călirea plantelor la secetă

Călirea plantelor la secetă, înainte de semănat, este o metodă de sporire a rezistenţei la secetă a plantelor de cultură. Ea se realizează prin înmuierea seminţelor în apă (de 15-20^{0}C) timp de două zile, uscarea lor la aer şi însămânţarea ulterioară a seminţelor. Conţinutul de apă al seminţelor trebuie să fie de 45% din greutatea uscată la aer pentru grâu, 60% pentru floarea soarelui şi 30% pentru mei.

Călirea înainte de semănat este urmarea unei reorganizări fiziologice obţinute prin deshidratare: sporirea hidrofiliei coloizilor protoplasmei, modificarea pH, a vâscozităţii şi elasticităţii protoplasmei.

Ca urmare a îmbunătăţirii însuşirilor hidrofile ale coloizilor plasmei, plantele călite prezintă o fotosinteză intensificată şi o productivitate netă a fotosintezei ridicată.

Modificările amintite influenţează caracteristicile anatomo-morfologice ale plantelor călite: o reţea mai densă de nervuri şi vase , celule epidermice şi stomatice mai mici, numărul de stomate mai mare pe unitatea de suprafaţă foliară.

Caracteristicile anatomo-morfologice ale plantelor sunt tipice pentru un anumit fel de xeromorfism: o sinteză mărită a proteinelor, o diviziune celulară mai activă, o mai mare diferenţiere a celulelor şi creşterea suprafeţei foliare.

Plantele călite sunt mai rezistente la secetă şi se refac mai repede după secetă. Au sistemul radicular mai bine dezvoltat şi prezintă o suprafaţă de absorbţie mai mare. Atât în condiţii normale cât şi după secetă, absorbţia elementelor minerale nutritive este mai intensă la plantele călite.

În metabolismul plantelor călite se constată menţinerea activităţii de sinteză la un nivel ridicat în timpul secetei, frunzele cu un conţinut mai ridicat de amidon şi conţinut mai mare de nucleoproteine.

12.4. Fiziologia rezistenței plantelor la arșiță

Supraîncălzirea plantelor modifică însuşirile coloidal-chimice ale protoplasmei, precum şi metabolismul şi determină diferite reacții de adaptare a plantelor.

Temperatura ridicată determină apariția unor pete galbene sau brune pe frunze, numite ,,arsuri". Plantele îşi bazează rezistența la arşiță pe un coeficient de transpirație foarte ridicat, care le protejează de supraîncălzire.

Din grupa plantelor cultivate, pepenele verde este o hemixerofită specifică, rezistentă la arşiță. La Curcubitacee se cunosc două tipuri de rezistență la arşiță. Dovleacul rezistă la căldură datorită caracteristicilor fiziologice şi biochimice ale protoplasmei, iar pepenele verde supraviețuieşte la arşiță datorită sistemului radicular profund şi transpirației intense.

Modificări de metabolism produse de arşiță. Problema centrală a rezistenței plantelor la arşiță este modul în care temperatura influențează viața plantei.

Temperaturile ridicate distrug, prin hidroliză, ultrastructura protoplasmei, complexul lipoproteic şi plastidele celulei. Energia degajată în respirație nu este folosită la sinteze, deci productiv, ci este eliberată sub formă de căldură. Amoniacul care se eliberează este toxic pentru celulele plantei şi în plus intensifică eliberarea de căldură. În cea ce priveşte mecanismul de apărare împotriva toxicității amoniacului, plantele rezistente la arşiță au coeficientul respirator redus şi acumulează acizi organici (cetoacizi), care reacționează mai departe cu amoniacul şi formează amide (asparagină şi glutamină).

Unele studii arată că rezistența la arşiță este strâns legată de cantitatea de apă legată şi de gradul de viscozitate a protoplasmei. Cactaceele, care sunt cele mai rezistente la secetă, posedă mari cantități de apă legată şi vâscozitatea ridicată a protoplasmei celulare.

Capacitatea de refacere este foarte importantă pentru plantele rezistente la secetă şi căldură. Plantele rezistente la căldură (meiul şi porumbul) acumulează amide mai lent decât floarea soarelui, care este mai puțin rezistentă. Prin reducerea intensității metabolismului are loc acumularea de acizi organici ca intermediari în respirație.

Rezistența organismelor la temperaturi ridicate creşte proporțional cu cantitatea de ARN. Proteina în complex cu ARN este mai rezistentă la coagularea termică decât proteina singură.

Rolul sistemului radicular în rezistența la arşiță a platelor se manifestă prin activitate metabolică de sinteze şi prin buna aprovizionare cu apă, care coboară temperatura corpului plantei. Este cunoscut faptul că rădăcina plantei constituie sediul sintezei unui număr mare de acizi organici (cetoacizi), aminoacizi şi amide.

Sub influența vânturilor uscate, în frunzele plantelor se formează amoniac, ca urmare a proteolizei şi acesta este translocat în rădăcini, pentru a fi utilizat în sinteza unor compuşi cu azot organic. Temperatura ridicată însă dereglează capacitatea de sinteză a sistemului radicular, iar amoniacul în exces mirează din nou în frunze, unde produce intoxicații.

Plantele pot să sufere leziuni şi să fie omorâte de temperaturile înalte în moduri diferite, aceasta depinzând de viteza cu care creşte temperatura şi de plafonul termic la care ajunge. O creştere lentă a temperaturii în corpul plantei are ca rezultat intoxicația

plantei cu amoniac. O creştere rapidă a temperaturii dezorganizează structura submicroscopică a protoplasmei celulare şi culminează prin coagularea proteinelor plasmei, ceea ce determină moartea celulei.

Reacţiile de apărare ale plantei împotriva acţiunilor temperaturilor înalte constau dintr-o respiraţie intensificată, formarea unor cantităţi sporite de acizi organici care leagă amoniacul şi o vâscozitate mai mare a protoplasmei.

Organele de reproducere sunt deosebit de sensibile la arşiţă, androceul este mult mai sensibil decât gineceul; din această cauză polenizarea şi fecundarea sunt defectuoase.

12.5. Fiziologia rezistenţei plantelor la concentraţii mari de săruri

12.5.1. Efectele negative ale sărurilor asupra plantelor

În zonele geografice secetoase, apa provenită din ploi şi zăpezi nu spală în profunzime toate sărurile minerale rezultate din alterarea rocilor. Din această cauză în sol se acumulează treptat diferite săruri. Pe lângă aceasta, prin fenomenul de sărăturare secundară, solurile din zonele aride se îmbogăţesc cu săruri aduse la suprafaţă din adâncime de către curentul ascendent de apă, sub influenţa evaporaţiei.

Cantităţi prea mari de săruri minerale în orizonturile superioare ale solurilor sărăturоase sunt dăunătoare pentru majoritatea plantelor de cultură sau din flora spontană în două moduri: pe de o parte măresc concentraţia soluţiei solului, ceea ce îngreunează absorbţia radiculară a apei, iar pe de altă parte excesul de săruri din sol are acţiune toxică asupra plantelor.

Concentraţia ridicată a soluţiei solului inhibă pe cale osmotică imbibiţia şi germinaţia seminţelor, precum şi creşterea sistemului radicular al plantulelor.

Plantele abia răsărite suferă cel mai mult pe sărături din cauza concentraţiei mari de săruri; aceleaşi concentraţii mari pot fi suportate fără daune de către plantele mature.

Concentraţia mare de săruri din celule exercită acţiune toxică asupra protoplasmei, inhibă procesele sintetice, mai ales fotosinteza şi sinteza proteinelor. În celule se acumulează glucide solubile, aminoacizi şi alte combinaţii. Acumularea acestor substanţe măreşte presiunea osmotică a celulelor, ceea ce inhibă creşterea plantelor, dar în acelaşi timp este favorabilă absorbţiei apei din solurile sărăturate. Sub influenţa sărurilor toxice încetează formarea amidonului în celulele stomatice.

12.5.2. Particularităţile solurilor sărăturate

Caracteristica principală a solurilor sărăturate este excesul de săruri solubile, care modifică însuşirile fizice, mecanice, chimice şi biologice ale solului:

- porozitatea şi permeabilitatea pentru aer şi apă se reduc, datorită unor modificări în dispersarea coloizilor solului;
- coeziunea şi capacitatea solului măresc, mai ales sub influenţa Na^+ schimbabil;

- forţa osmotică de reţinere a apei creşte, datorită concentraţiei mari de săruri din soluţia solului, ceea ce micşorează posibilitatea perişorilor absorbanţi de a prelua apa din sol;
- microflora şi microfauna sărăturilor, mai ales bacteriile nitrificatoare şi cele libere fixatoare de azot, îşi reduc activitatea;
- echilibrul ionilor nutritivi se modifică şi apare un dezechilibru între reacţiile chimice care se petrec în sol.

Toxicitatea sărurilor din sărături depinde de cantitatea de cationi absorbiţi de complexul coloidal al solului, de natura ionilor liberi din soluţia solului, de concentraţia soluţiei solului în anioni, precum şi de raportul dintre aceştia.

După gradul de solubilitate, sărurile din solurile sărăturate se împart:

- *săruri uşor solubil:* NaCl, Na_2SO_4, Na_2CO_3, $NaHCO_3$, $MgCl_2$, MgO_4, $Mg(HCO_3)_2$, $CaCl_2$, $Ca(HCO_3)_2$;
- *săruri cu solubilitate mijlocie:* $CaSO_4 \cdot 2H_2O$ (ghips);
- *săruri greu solubile:* $CaCO_3$, $MgCO_3$.

După natura sărurilor dominante, terenurile sărăturate pot fi: clorurice, sulfato-clorurice, sulfato-sodice, sodice şi carbonatice.

12.5.3. Toleranţa plantelor la acţiunea sărurilor

Plantele halofite supravieţuiesc unor concentraţii foarte ridicate de săruri datorită unor însuşiri anatomice şi fiziologice car le conferă o mare toleranţă. Halofitele pot creşte pe soluri cu conţinut de -6% săruri, iar în soluţii nutritive suportă concentraţii saline foarte ridicate. Ele pot acumula cantităţi mari de săruri în ţesuturi, cum este *Salicornia*, care poate atinge 10,1%. Frunzele de *Nitraria schoberi*, cea mai tolerantă dintre platele lemnoase, pot să aibă un conţinut de săruri de 14% din s.u. sub formă de NaCl ş 57% săruri totale

Desigur limitele de supravieţuire variază în cadrul vegetaţiei halofitice. Unele familii pot supravieţui la limite ridicate de săruri, altele la limite scăzute.

Halofitele pot fi împărţite în trei grupe care se deosebesc între ele prin diferite însuşiri.

Euhalofite. Plantele din această grupă (*Suaeda*, *Salsola*, *Salicornia*) se caracterizează printr-o foarte mare rezistenţă la săruri, pe care le acumulează în celule fără a exercita toxicitate. Sucul celular ajunge la presiune osmotică de peste 100 atmosfere, ceea ce asigură absorbţia unor noi cantităţi de apă şi de săruri din soluţia solului, îndeosebi NaCl. Aşa se explică posibilitatea acestor plante de a trăi pe solonceacuri umede de la malul mărilor şi al oceanelor, soluri cu concentraţii mari de săruri şi cantităţi reduse de apă dulce. Principala caracteristică a acestor plante este suculenţa tulpinilor şi a frunzelor.

Crinohaofite. Pantele halofite din această grupă (*Statice gmelini*, *Tamarix gallica* şi alte specii răspândite în stepe şi deşerturi) absorb mari cantităţi de săruri din sol, dar le elimină prin frunze, datorită prezenţei unui mare număr de glande excretoare pe limb. Pe vreme secetoasă, la suprafaţa frunzelor se observă un strat de săruri uscate, care sunt suflate de vânt sau spălate de ploi.

Glicohalofite. Plantele din această grupă (*Artemisia maritima*, *Artemisia salina* etc.) sunt adaptate pe soluri cu un conţinut nu prea ridicat de săruri. Acumularea de

săruri în celule este toxică, iar aprovizionarea cu apă se face cu ajutorul unor substanţe osmotic active, cum sunt glucidele solubile, acizii organici etc. înmagazinate în sucul celular în doze ridicate.

După gradul de rezistenţă la săruri, plantele cultivate se comportă diferenţiat:

- *plante rezistente la săruri:* mazăre, fasole, orez, porumb, in, cartof, hrişcă, ovăz, castravete, ridiche, morcov, usturoi, trifoi, lucernă tânără, sparcetă, timoftică pomi fructiferi;
- *plante mijloci de rezistente:* secară, grâu, orz, mei, bumbac, floarea-soarelui, varză, soia, bob, tomate, pir, obsigă, golomăţ, iarbă de Sudan;
- *plante rezistente la săruri:* orz (unele soiuri), sorg, sfeclă pentru zahăr, sfeclă furajeră, bumbac (unele soiuri) pene verde şi pepene galben, dovleac, vinete, vară furajeră, lucernă veche, sulfină.

Limita de toleranţă la săruri este indicată de încetarea creşterii, de formarea unor necroze sau arsuri marginale ale frunzelor, de căderea frunzelor sau de moartea plantei. Pe soluri cu un conţinut de săruri mai mare de 1% nu creşte nici o plantă de interes agricol.

Pe sărăturile sodice plantele suferă datorită cationului Na^+ care, în procesele de schimb, poate să scoată din complexul coloidal al solului K^+, Mg^{++}, Ca^{++}, făcându-le inaccesibile plantelor şi provocând astfel carenţe nutritive. Cationul Na^+ are şi o acţiune de dispersie a coloizilor ceea ce înrăutăţeşte proprietăţile fizico-mecanice ale solului. Concentraţia mărită a ionilor de Na^+ măreşte presiunea osmotică a soluţiei solului şi îngreunează absorbţia radiculară a apei.

În această situaţie, chiar dacă există apă în sol, plantele se găsesc în condiţii de ,,secetă fiziologică". O singură substanţă este de obicei mai toxică decât un amestec de substanţe. Acest lucru este explicabil, deoarece în sol există şi acţiuni de antagonism ionic, ca şi alţi factori biotici şi abiotici care pot schimba acţiunea sărurilor.

12. 5.4. Modificări produse la plantele de pe sărături

Sub influenţa dăunătoare a sărurilor, plantele suferă o serie de modificări anatomo-morfologice,vizibile la frunze, tulpini, rădăcini, cât şi la alte organe ale plantei.

Printre aceste modificări pot fi amintite:

- dereglarea structurii submicroscopice a cloroplastelor şi apariţia fenomenului de etiolare a frunzelor;
- micşorarea suprafeţei foliare, mai ales la frunzele bătrâne;
- îngroşarea cuticulei şi a ţesutului palisadic în frunze sub influenţa clorurilor şi a sulfaţilor;
- schimbarea dimensiunilor celulelor stomatice;
- creşterea suculenţei ţesuturilor mai ales pe sărături cu NaCl;
- reducerea diametrului tulpinii şi a înălţimii tulpinii, precum şi lignificarea prematură a ţesuturilor.

Aminoacizii rezultaţi din hidroliza proteinelor suferă un proces de dezaminare, ceea ce duce la acumularea de NH_3 în celule, toxic la o anumită concentraţie, provocând moartea plantei. Plantele dispun însă de un mijloc de autoapărare eficace împotriva

toxicității amoniacului, şi anume sinteza de cetoacizi, care se realizează în cadrul ciclului Krebs.

Cetoacizii (alfa-cetoglutaric şi oxalilacetic) preiau amoniac prin reacții enzimatice şi dau naştere la aminoacizi (acid glutamic şi acid asparagic), care pot să preia şi ei amoniac formând amide (glutamină şi asparagină). În felul acesta amoniacul dispare şi odată cu el pericolul de intoxicație a celulelor.

Acest mecanism biochimic de autoapărare a plantelor împotriva toxicității NH_3 situează plantele la un nivel superior animalelor şi omului, deoarece în regnul vegetal nu se înregistrează pierderi de azot, care la regnul animal se elimină prin urină.

Ca urmare a salinizării puternice, putresceina se acumulează în bob (*Vicia faba*), dar lipseşte în orz şi floarea soarelui, la care este posibilă dezaminarea putresceinei şi eliberarea de NH_3, fenomen care duce la formarea prolinei. Leziunea produsă de acumularea putresceinei ar fi în acest caz rezultatul unei reduceri a activității diaminoxidazei.

Printre produşii intermediari apare cadaverina, iar în final metilputresceina, produşi toxici pentru plante, care pot să producă moartea acestora după ce ating o anumită concentrație în celule.

S-a mai observat o intensificare însemnată a activității peroxidazei, care, asociată cu reducerea activității catalazei, determină acumularea apei oxigenate în celule şi țesuturi şi explică moartea plantelor atunci când atinge o anumită concentrație.

12.5.5. Posibilități de sporire a rezistenței plantelor cultivate la săruri

Rezistența plantelor de cultură la săruri nu este o însuşire statică, ci o reacție de ansamblu a organismului la condițiile nefavorabile de viață pe sărături. Sporind treptat concentrația de săruri în sol se creează condiții favorabile adaptării plantelor la săruri.

În procesul de adaptare a plantelor la concentrații mari de săruri în sol s-a constatat că ionii de Na, K, Cl, accentuează gradul de hidratare şi dispersia coloidală a protoplasmei; elasticitatea protoplasmei creşte ca urmare a unui grad sporit de hidratare a coloizilor plasmatici, iar vâscozitatea protoplasmei celulare scade, protoplasma devine mai fluidă. Plantele crescute mai mulți ani pe sărături se caracterizează printr-o fotosinteză mai activă şi o respirație mai redusă, față de plantele neadaptate la săruri.

Pentru sporirea rezistenței plantelor cultivate la concentrații mari de săruri se folosesc diferite procedee, care îmbunătățesc proprietățile fizico-chimice ale solului pe de o parte şi însuşirile chimice-coloidale ale protoplasmei celulare pe de altă parte. Dintre aceste procedee se pot aminti:

Aplicarea unor amendamente. Funcție de tipul de sărătură şi de conținutul în săruri se foloseşte ghipsul şi fosfoghipsul pe solurile saline şi alcalice cu reacție puternic alcalină şi spumă de defecație, piatră de var fin măcinată şi var ars în stare pulverulentă pe solodii şi solonețuri solodizate.

Aplicarea îngrăşămintelor organice (gunoi de grajd, must de gunoi, resturi vegetale), cu scopul de a îmbunătăți proprietățile fizico-mecanice, chimice şi biologice ale sărăturilor. Se pot aplica pe orice tip de sărătură.

Aplicarea îngrăşămintelor chimice fiziologice acide: $(NH_4)_2SO_4$, apă amoniacală (NH_4OH), ureea şi azotatul de amoniu.

Administrarea unor microelemente (Al, Mn, Cu, Zn), cu scopul de a modifica permeabilitatea membranelor plasmatice la celulele absorbante, de a mări conținutul de glucide din țesuturi şi de a acționa antagonist cu ionul de Cl^- aflat în exces pe sărături.

Călirea plantelor față de săruri, prin tratarea semințelor înainte se semănat cu soluții de săruri în concentrații crescânde, ceea ce prezintă importanță pentru practica agricolă.

12.6. Fiziologia rezistenței plantelor la boli

12.6.1. Boli parazitare de natură infecțioasă

Sunt provocate de virusuri, micoplasme, bacterii şi ciuperci patogene, precum şi de unele plante parazite (cuscuta, lupoaia, vâscul etc).

Orice proces patologic la plante este condiționat de prezența agentului patogen virulent, de rezistența caracteristică a plantei față de infecția respectivă şi de evoluția condițiilor mediului extern. Complexul care se creează între planta – gazdă şi agentul patogen este supus permanent influenței directe a mediului ambiant, care acționează atât asupra plantei, căreia îi modifică rezistența, cât şi aspra agentului patogen, căruia îi modifică virulența şi agresivitatea. Această influență explică diferențierile de la an la an în manifestarea bolilor la plante, cu grade variate de diminuare a recoltelor.

În patogeneză un rol fundamental îl prezintă complexul enzimatic secretat de agentul patogen, cu rol în specificitatea interacțiunii dintre patogeni şi planta gazdă. Unele mutante de agenți patogeni nu sunt virulente, tocmai pentru că nu sunt capabile să producă aceste enzime.

Aproape toți agenții patogeni se caracterizează prin capacitatea de a secreta enzime cu rol în degradarea legăturilor glicozidice prezente în poliglucidele din membranele primare ale celulei vegetale şi de a crea astfel perforații pentru pătrunderea în interiorul celulei.

Cea mai importantă enzimă secretată de agenții patogeni care atacă plantele dicotiledonate şi care are rol în degradarea membranelor celulare este *endopoligalacturonaza* (EPG-aza). Diferențierile dintre specii şi genuri de dicotiledonate de a rezista la atacul agenților patogeni constau din existența la plante a unei cantități variate de proteine, capabile de a bloca acțiunea EPG-azei .

În afară de enzime, unii agenți patogeni secretă şi anumite toxine, capabile de a produce la planta gazdă simptome de infecție. Soiurile de plante sunt sensibile la patogeni numai atunci când posedă anumiți receptori care, funcție de configurația lor spațială, pot interacționa cu moleculele toxice. Dacă planta gazdă nu posedă asemenea receptori agentul patogen nu poate acționa. Ca exemple de toxine menționăm: victorina secretată de ciuperca *Helminthosporiu victoriae*, care produce boala ,,victoria bright" la ovăz: periconina eliminată de ciuperca *Periconia circinata*, care provoacă boala ,,milo" la sorg; piricularina secretată de *Piricularia oryzae*, care produce boala ,,blast" la orez.

12.6.2. Bolile neparazitare, funcționale, neinfecțioase

Aceste boli numite şi fiziopatii sunt provocate de acţiunea negativă a diverşilor factori interni sau externi, care determină perturbări ale proceselor fiziologice şi modifică morfologia şi anatomia plantei.

Factorii de mediu care provoacă tulburări fiziologice sau funcţionale la plante se pot grupa în:

- *factori fizico-chimici* sau meteorologici (temperatura, lumina, umiditatea, ploile torenţiale, grindina, bruma, chiciura, inundaţiile etc.)
- *factori edafici* (structura solului, compoziţia chimică, aeraţia şi reacţia solului etc.);
- *factorii agrotehnici,* care pot să provoace vătămări mecanice în timpul vegetaţiei, la recoltare, manipulare şi prelucrare şi vătămări chimice sub acţiunea produselor fitosanitare (pesticide) sau a îngrăşămintelor chimice;
- *factorii genetici* şi diferiţi produşi metabolici ai plantelor însăşi;
- *factori industriali*, cum sunt: fumul fabricilor, praful de ciment, gazele toxice eliminate în atmosferă de industria chimică etc., provocând poluarea mediului (sol, aer, apă) în care trăiesc plantele.

Tulburările provocate de acţiunea factorilor amintiţi se manifestă foarte diferit, cele mai frecvente simptome sunt: cloroza, necroza, uscările parţiale sau totale, apoplexia etc. unele dintre aceste manifestări sunt reversibile, altele ireversibile.

Cloroza. Sub denumirea cloroză se înţelege fenomenul de îngălbenire a frunzelor şi a altor organe ce posedă clorofilă. Cloroza apare ca urmare a descompunerii clorofilei şi datorită pierderii capacităţii de sinteză a unor noi cantităţi de clorofilă. Fenomenul poate să apară sub forma unei îngălbeniri parţiale (pete) sau totale a frunzelor.

Deosebim mai multe feluri de cloroză: *cloroză infecţioasă*, determinată de leziuni provocate de ciuperci, bacterii sau virusuri; *cloroza neinfecţioasă* sau *alimentară*, care apare în urma unor tulburări de nutriţie a plantelor; *cloroza genetică*; *cloroza climatică*, apare când plantele se află pe soluri cu exces de apă sau inundaţie.

Cauza cea mai frecventă a clorozei la plante este carenţa de Fe asimilabil, mai ales pe soluri cu conţinut ridicat de Ca. Acest tip de cloroză se numeşte ,,cloroză ferică,, sau ,,cloroză calcică". Pe soluri bogate în calciu (carbonat de calciu), fierul se insolubilizează şi devine inaccesibil plantelor, provocând dereglarea procesului de formare a clorofilei în frunze.

Cloroza apare după încetarea formării enzimei complexului feroporfirinic, care participă la formarea grupărilor pirolice din sinteza clorofilei şi a altor produşi porfirinici.

Prejudiciul cauzat de cloroza calcică este foarte mare, deoarece 25-30% din suprafaţa solurilor lumii conţin exces de calciu în orizontul superior şi pot să provoace cloroză la plantele sensibile.

O serie de cercetări arată că pH solului joacă un rol important în insolubilizarea fierului. În solurile cu exces de carbonat, trecerea fierului în forme inaccesibile plantelor este legată de conţinutul de fosfor al solurilor. Odată cu creşterea nivelului de fosfor în sol, se intensifică cloroza.

O însemnată influenţă asupra apariţiei clorozei la plante o are proporţia de microelemente din sol. Sporirea cantităţii de calciu, reduce absorbţia fierului şi a manganului, precum şi raportul Fe : Mn. Excesul de nichel, cobalt, zinc şi cupru provoacă insuficienţa fierului, manganului şi molibdenului.

Pe solurile bogate în humus, cloroza plantelor apare sub influenţa ionilor bicarbonici, care se formează din îngrăşăminte, în condiţii de umiditate sporită şi aerisire slabă, urmarea fiind acumularea de CO_2.

În frunzele clorotice s-a găsit o cantitate mai mică de clorofilă şi fier activ şi o cantitate mai mare de fosfor şi de acizi organici în special citric, decât în frunzele verzi. De asemenea, creşte conţinutul de azot total, de azot neproteic şi azot solubil (de 7-15 ori mai mare la mărul clorotic decât la mărul sănătos).

În frunzele clorotice s-a observat şi o creştere înzecită a cantităţii de arginină, acid asparagic şi glutamic, serină, glicină şi alanină. Dereglarea proceselor de schimb metabolic de substanţe poate duce la acumularea în plante a unor substanţe toxice, cum sunt cadaverina şi putresceina.

Cloroza se datoreşte dereglării legăturii funcţionale dintre frunze şi sistemul radicular al plantei.

La pomii bolnavi de cloroză s-a observat o creştere bruscă a conţinutului de glucide în frunze şi o scădere în ramuri. Cele mai mari diferenţe se înregistrează în perioada cea mai caldă a verii, în iulie.

Caracteristica specifică a modificării metabolismului azotului este încetinirea sintezei primare a proteinelor în rădăcini şi organele aeriene, dar creşterea conţinutului de azot amoniacal.

În condiţiile clorozării se produc importante modificări negative în starea şi activitatea frunzelor. Se modifică activitatea enzimelor, scade conţinutul de apă al frunzelor, se reduce permeabilitatea protoplasmei celulare, scade transpiraţia, se reduce conţinutul de clorofilă, se reduc fotosinteza şi respiraţia.

Pentru prevenirea fenomenului de cloroză sunt necesare măsuri care să asigure activitatea normală a organelor de asimilaţie, precum şi preîntâmpinarea dereglării schimbului metabolic de substanţe.

Necroza. Necroza, respectiv moartea celulelor, ţesuturilor şi organelor este un fenomen destul de răspândit care poate fi provocat de cauze diferite, dar mai ales de acţiuni termice nefavorabile, de leziuni provocate de microorganisme şi de boli funcţionale. Necrozele provocate de insuficienţa în sol a unor elemente ale nutriţiei minerale apar pe limbul foliar la pomi, ca urmare a carenţei de K şi Mg, pe lemn, rădăcini şi lăstari în cazul carenţei de bor, pe vârful lăstarilor la măr şi citrice în lipsa de cupru şi mangan şi la rădăcinile fine, active şi o ,,arsură" a frunzelor în carenţă de potasiu.

Boala funcţională a sâmburoaselor şi simptomele sale. În ultimul timp se dau tot mai multe explicaţii asupra naturii neparazitare a uscării pomilor sau apoplexiei sâmburoaselor: prin influenţele termice nefavorabile din cursul iernii, care vatămă rădăcinile şi lemnul, sau prin aerisirea insuficientă a solului.

Boala îşi face debutul în anii II şi III după plantare, mai ales în perioada cea mai călduroasă a verii. Moartea omului prin apoplexie se produce în timp foarte scurt şi începe cu ofilirea frunzelor de pe întreaga coroană şi ulterior uscarea totală a pomului. În acest timp se modifică starea fizică a protoplasmei celulare şi activitatea enzimelor celulare, se modifică regimul de oxido-reducere, are loc încetinirea fluxului de zaharuri din frunze şi ramuri spre rădăcini, reducerea procesului de sinteză primară a proteinelor, reducerea conţinutului de azot aminic şi amidic în scoarţa pomilor, precum şi acumularea azotului amoniacal în lemn.

S-a stabilit că dereglarea metabolismului sau a schimbului de substanţe, care duce la apariţia bolii funcţionale atât la sâmburoase cât şi la sământoase, poate fi cauzat de

numeroşi factori ai mediului extern, care determină neconcordanţă între condiţiile de creştere şi cerinţele plantelor.

În contextul de cauze care determină uscarea pomilor se pot menţiona: insuficienta aprovizionare a plantelor cu potasiu şi fosfor, ph-ul ridicat al solului, aerisirea insuficientă a solului şi, îndeosebi temperatura ridicată.

În aceste condiţii are loc dezagregarea proteinelor celulare, şi acumularea amoniacului în ţesuturile plantelor, ceea ce determină apariţia necrozei lemnului tânăr, cloroza şi necroza ţesuturilor frunzei precum şi căderea frunzelor.

În ceea ce priveşte predispoziţia pomilor fructiferi la apoplexie,o influenţă hotărâtoare poate avea portaltoiul şi gradul său de compatibilitate cu altoiul.

Profilaxia apoplexiei se poate realiza printr-un complex de măsuri:

- alegerea speciilor şi soiurilor potrivite condiţiilor locale;
- amplasarea optimă a plantaţiei ţinând seama de caracteristicile solului, relieful şi de cerinţele pomilor;
- pregătirea corespunzătoare a solului şi executarea corectă a plantaţiei;
- reglarea proporţiei de elemente nutritive, prin aplicarea îngrăşămintelor minerale;
- întreţinerea sistematică a intervalelor dintre rândurile de pomi, folosindu-le pentru culturi intercalare.

Microfilia. Boala cunoscută sub denumirea de microfilia pomilor apare la meri, peri, pruni, caişi, piersici, vişini şi alte câteva specii arborescente. Se caracterizează prin dezvoltarea mugurului terminal al ramurilor de schelet în primăvară şi transformarea lui în rozetă cu frunzuliţe mici, înghesuite, care prezintă fenomenul de cloroză în pete (împestriţate).

Muguri foliari situaţi pe ramuri sub această rozetă nu se deschid şi astfel ramurile tinere apar cu un smoc de frunzuliţe clorotice în vârf, iar mai jos sunt golaşe. Pomii bolnavi fructifică slab, iar mai târziu se produce moartea lor.

12.6.3. Dereglarea proceselor fiziologice şi biochimice la plante de către agenţii patogeni

Diferitele infecţii produse de agenţii patogeni sunt întotdeauna însoţite de modificări ale metabolismului, glucidelor, lipidelor şi protidelor.

Glucidele. La plantele bolnave se intensifică hidroliza glucidelor de către carbohidrazele hidrolizante, produse de planta gazdă sub acţiunea toxinelor elaborate de paraziţi. Descompunerea rezervelor de glucide ajunge până la dispariţia lor, din cauza consumului de glucide în respiraţia mult intensificată la planta bolnavă.

Acumularea glucidelor în frunzele unor plante bolnave este explicată printr-un consum scăzut de glucide de către celulele frunzelor sau pe seama frânării migraţiei lor din frunze în alte organe ale plantei, datorită leziunilor care apar la vasele liberiene.

Proteinele. La plantele bolnave se constată o scădere a conţinutului de azot atât în porţiunile infectate cât şi în cele sănătoase, precum şi modificarea raportului dintre azotul proteic şi cel neproteic în favoarea celui neproteic (în frunzele de varză atacate de Botrys cinerea s-a constatat acumularea amoniacului).

Lipidele. La frunzele de sfeclă atacate de *Uromyces betae* şi *Puccinia glumarum* o importantă acumulare de picături de grăsime în celulele sănătoase vecine cu cele bolnave, ca o reacţie de apărare a frunzelor de sfeclă împotriva parazitului.

Sub acțiunea infecțiilor produse de către diferiți agenți patogeni se constată importante modificări ale valorii unor indici fiziologici la plantele bolnave. Se modifică astfel ritmul normal de creştere şi dezvoltare al plantelor, regimul de apă intensitatea fotosintezei şi respirației, este dereglată circulația substanțelor minerale şi organice etc.

Modificarea regimului de apă al plantelor. Sub acțiunea infecțiilor parazitare se produce deshidratarea țesuturilor vegetale, explicată, pe de o parte, printr-o transpirație puternică, datorită faptului că osteolele stomatelor rămân deschise atât ziua cât şi noaptea, iar pe de altă parte printr-o absorbție redusă de apă din sol, datorită putrezirii rădăcinilor plantei.

Deshidratarea părții aeriene a plantei este posibilă şi datorită împiedicării circulației ascendente a apei prin vasele lemnoase, de către bacterii (traheobacterioză) sau de către ciuperci (traheomicoză). Este cunoscută şi reducerea intensității transpirației la diferite frunze atacate de mană. În cazul manei, reducerea transpirației se datoreşte faptului că osteolele stomatelor sunt închise de sporii şi miceliul ciupercii.

La alte plante, reducerea transpirației se realizează prin reducerea suprafeței foliare, ca urmare a formării de pete necrotice pe limbul frunzei.

În zonele secetoase, reducerea transpirației plantelor este dăunătoare, deoarece înlesneşte supraîncălzirea frunzelor.

O intensificare a transpirației în timpul nopții se constată la plantele atacate de rugină. Acest lucru se explică prin menținerea osteolelor deschise la plantele atacate din cauza dereglării mecanismului enzimatic de închidere şi deschidere al osteolelor.

Modificarea fotosintezei. Sub acțiunea agenților patogeni se reduce şi intensitatea fotosintezei, datorită diminuării suprafeței foliare, din cauza pătării frunzelor cu pete clorotice cauzate de distrugerea clorofilei şi prin astuparea osteolelor de către miceliul ciupercii sau de către conidiofori (făinare, mană). Prin osteolele închise bioxidul de carbon din aer nu mai poate ajunge la celulele asimilatoare din mezofilul frunzei.

Modificarea respirației. Modificarea intensității respirației reprezintă caracteristica cea mai tipică a fenomenului patologic. În cele mai multe cazuri se produce intensificarea respirației, care se explică prin creşterea activității enzimelor respiratorii (oxidaze, dehidraze) sau prin creşterea permeabilității celulare la plantele bolnave. Se cunosc şi câteva toxine care intensifică respirația la plantele bolnave.

În cazul infecțiilor provocate de ciuperci parazite, intensificarea respirației se explică prin acumularea respirației plantei gazdă cu acea a ciupercii care, după cum se ştie, este de sute de ori mai mare decât a plantelor.

Modificarea circulației sevei brute şi elaborate. Unii paraziți împiedică ascensiunea sevei prin astuparea vaselor lemnoase şi prin aceasta provoacă ofilirea plantelor sau împiedică circulația elementelor nutritive spre frunze. Astuparea lumenului vaselor conducătoare se realizează de către compuşi cu molecula nare provenită din degradarea pereților celulari (pectine) care, după îmbibare cu apă, îşi măresc volumul şi formează astfel dopuri ce astupă lemnul vaselor.

12.6.4. Mecanismul rezistenței plantelor la acțiunea agenților patogeni

De-a lungul filogeniei, plantele şi-au câştigat o serie de însuşiri de rezistență față de bolile infecțioase. În funcție de factorii care intervin, se deosebeşte o rezistență pasivă sau mecanică şi o rezistență activă sau fiziologică.

Rezistența pasivă. Este asigurată de elemente care limitează sau împiedică pătrunderea agentului patogen în țesuturile plantei. Dintre aceste elemente amintim: grosimea cuticulei, încrustarea membranei celulare, perozitatea şi ceridele de pe fructe sau pe frunzele plantei.

Grosimea cuticulei constituie o barieră greu de străbătut pentru numeroşi paraziți vegetali; fructele, frunzele, tulpinile care au cuticulă groasă sunt mai rezistente la infecții decât cele care au cuticulă subțire.

Încrustarea cu siliciu sau cu lignină a membranelor celulelor care formează epiderma frunzelor şi a tulpinilor de cereale, asigură o bună rezistență la rugini.

Ceridele, de pe frunzele de rapiță, garafă,varză, boabe de struguri sau de pe fructe (prune) constituie,de asemenea, o barieră greu de străbătut de către agenții patogeni.

Perozitatea abundentă care se observă pe unele organe ale platelor (frunze, tulpini) opune o foarte bună rezistență pătrunderii agentului patogen în țesuturile frunzei.

Rezistența activă. Denumită şi fiziologică, acest tip de rezistență se bazează pe factori chimici care se formează în țesuturile plantei însăşi. Acidul malic, oxalic şi citric, localizați în sucul vacuolar al celulelor constituie factori de rezistență naturală față de infecțiile cauzate de bacterii şi ciuperci; merele verzi nu sunt parazitate, deoarece au un conținut ridicat de aciditate. Există totuşi ciuperci parazite, care suportă aciditatea sucului celular; băşicarea frunzelor la piersic (*Taphrina deformans*) se dezvoltă bine atât la pH foarte acid (4,3), cât şi la pH foarte alcalin (9,6).

Extinderea agenților patogeni în țesuturile plantei gazdă este oprită de către antibiotice, fenoli, alcaloizi, antociani, flavone, taninuri şi uleiuri eterice, toate aceste substanțe fiind produşi metabolici ai plantei gazdă.

Fenolii din frunzele de măr şi păr inhibă ciuperca parazită, care produce rapănul merelor şi al perelor. Dezvoltarea paraziților vegetali în țesuturile plantelor este inhibată şi de pigmenții flavonici şi antocianici; parazitul pătrunde în corpul plantei, acolo secretă enzime, care descompun pigmenții în zahăr şi aglucon.

Aguconul eliberat determină coagularea proteinelor celulare, celulele mor, iar odată cu ele moare şi parazitul.

Pirocatechina şi acidul pirocatechic din foițele externe, uscate şi colorate de ceapă, au acțiune de apărare împotriva antracnozei cepei. Secrețiile rădăcinilor de in inhibă dezvoltarea ciupercii parazitate *Fusarium cupresa* şi *Fusarium oxysporum*.

Apărarea activă a plantelor se bazează, în genere, pe reacții citoplasmatice care se încheie cu formarea unor necroze. Stratul necrozat separă țesutul bolnav de cel sănătos formând un țesut de cicatrizare (chist), alcătuit dintr-un strat de celule suberificate şi lignificate.

Barierele care se opun răspândirii parazitului în țesuturile plantei gazdă se manifestă adesea prin stratul de suber.

Alcaloidul solanină, care se formează în lăstarii tineri ai cartofului sporeşte rezistența la boli a plantei.

Ceapa, usturoiul şi o serie de alte plante conțin fitocide în organele lor, care îndeplinesc rol de apărare împotriva agenților patogeni, în special bacterioze.

12.7. Rezistența la poluarea mediului de viață

Cea mai acută problemă a zilelor noastre este poluarea mediului de viață,respectiv a aerului, apei şi solului. Poluarea aerului este un fenomen obişnuit în marile oraşe şi în zonele limitrofe. Apele subterane suferă poluare din cauza cantităților mari de îngrăşăminte chimice şi pesticide care se folosesc în agricultură şi care sunt spălate de ploi în adâncime.

Poluarea este caracteristică agriculturii moderne, mecanizate şi chimizate. Poluarea mediului prin chimicalele folosite în agricultura contemporană poate fi mai periculoasă decât cea industrială sau cea produsă de către mijloacele de transport. În agricultură, substanțele poluante sunt împrăştiate pe suprafețe mult mai mari decât ariile afectate de industrie sau transporturi. Cel mai important rezultat al poluării în agricultură sunt alimentele, care pot fi degradate sub acțiunea îngrăşămintelor chimice şi a pesticidelor (fungicide, insecticide, erbicide).

Sunt cunoscute câteva tipuri de poluare:

Poluarea biologică, se realizează prin eliminarea şi răspândirea în mediul înconjurător a diferitelor bacterii, virusuri, paraziți, producătoare de epidemii (gripă, hepatită, malarie etc.).

Poluarea chimică, constă în eliminarea şi răspândirea în mediul înconjurător a diferitelor substanțe chimice, în majoritate noi sinteze necunoscute în trecut şi neexistente în natură, față de care organismul poate să meargă de la simple deranjamente până la puternice perturbări ale stării de sănătate şi chiar pierderea vieții.

12.7.1. Poluarea atmosferei

Cele mai importante surse de poluare a aerului atmosferic sunt: arderea gunoaielor, gazele rezultate din arderea unor combustibili, eliminate în atmosferă prin coşurile uzinelor electrice, ale industriei chimice, industriei metalurgice şi în special industriei neferoase, praful eliminat în atmosferă la fabricile de ciment, gazele eliminate prin țevile de eşapament ale diferitelor mijloace de transport sau avioane.

Atmosfera se poluează fie prin creşterea concentrației unor constituenți obişnuiți ai aerului (CO_2, ozon, peroxid de azot etc.), fie prin pătrunderea în atmosferă a unor compuşi străini (elemente radioactive, substanțe organice de sinteză etc.). Poluarea atmosferei au urmări neplăcute, uneori grave, asupra organismelor vii: perturbă creşterea şi dezvoltarea plantelor, diminuează valoarea alimentară a produselor agricole, provoacă mirosuri neplăcute mediului ambiant etc.

Principalii poluanți ai atmosferei. Asemenea poluanți sunt:

Bioxidul de carbon (CO_2). Este un component gazos al atmosferei, care se găseşte în proporții de 0.03-0,04%. În ultimul secol a înregistrat o creştere de 10%, datorită arderilor de combustibili fosili, iar până în anul 2000 are şanse să crească cu încă 8%. Creşterea procentului de CO_2 în atmosferă poată să ducă la intensificarea ,,efectului de seră,, ,adică la creşterea temperaturii solului la suprafață.

Oxidul de carbon (CO) este un gaz fără gust, fără miros şi fără culoare, din care cauză nu poate fi sesizat prin organele de simț ale omului. Acest gaz rezultă din arderi incomplete sau din arderi în care cantitatea de oxigen este insuficientă. Se combină foarte uşor cu hemoglobina din sânge formând carboxihemoglobina, ceea ce îngreunează oxigenarea sângelui şi deci respirația. CO_2 are efect asupra sistemului nervos central,

manifestându-se prin tulburări ale memoriei, modificări ale vederii, tulburări ale irigației mușchiului cardiac, favorizează infarctul la fumători etc.

În aerul atmosferic se găsește în concentrație medie de 0,12cm^3 la m^3 de aer, dar în atmosfera marilor orașe, la nivelul solului, ajunge la 20cm^3la m^3 aer.

Anhidrida sulfuroasă sau *bioxidul de sulf* (SO_2) provine în atmosferă din arderea cărbunilor a petrolului și din industria acidului sulfuric. Oxizii sulfului irită căile respiratorii, deoarece se dizolvă ușor în apă și în secrețiile căilor respiratorii.

Populația supusă timp îndelungat iritațiilor cu SO_2 pierde simțurile de gust și miros.

În atmosfera nepoluată SO_2 se găsește în cantități foarte mici(0,2cm^3/m^3 aer). Depășirea de 2cm^3 /m^3 aer devine critică pentru om, iar peste 0,044cm^3/ m^3 aer afectează vegetația.

Hidrogenul sulfurat (HS) este un produs foarte toxic, care provine în atmosferă prin fermentații și poate să atingă concentrația de 0,15 cm^3/ m^3 aer.

Derivații halogeni (clor, acid clorhidric, brom,fluor, acid fluorhidric) sun emiși în atmosferă de unități industriale chimice și pot să provoace consecințe grave pentru vegetație, soluri, animale și om. Arderea materialelor plastice constituie o importantă sursă de poluare atmosferică cu derivați halogeni, mai ales acid clorhidric.

Oxizii azotului (N_2O; NO; NO_2; N_2O_3; N_2O_5) rezultă din arderea combustibililor la temperatură înaltă și sunt produși în cantitate mare de motoarele automobilelor. În atmosfera poluată, dimineața predomină NO iar mai târziu crește concentrația de NO_2, care atinge maximum la prânz; spre seară crește din nou concentrația de NO. Sub influența radiației solare, dar mai ales sub influența radiaților ultraviolete și în prezența oxigenului, monoxidul de azot (NO) trece în bioxid de azot (NO_2). Fenomenul se poate produce și în sens invers și se numește „ poluare fotochimică” a aerului.

Oxizii de azot irită căile respiratorii și mucoasele nazale, pătrunzând mai profund decât oxizii sulfului. Apare astfel o salivație puternică, cresc secrețiile bronșice, se manifestă simptome de asfixiere.

Hidrocarburile policiclice care apar în cursul arderilor incomplete, sunt deosebit de periculoase, fiind cancerigene.

Metale grele. Dintre acestea, plumbul este cel mai periculos. Tetraetilul de plumb, adăugat în benzină ca antidetonant, este eliminat în atmosferă prin țevile de eșapament ale autovehiculelor, sub formă de aerosol. Se apreciază că fiecare automobil elimină anual în atmosferă 1kg plumb. Cadmiul, beriliul, mercurul și asbestul sunt, de asemenea, elemente poluante periculoase.

Efectele atmosferei poluate. Atmosfera poluată exercită o serie de efecte nefaste asupra ecosistemelor, precum și perturbări în ciclul carbonului, oxigenului, sulfului etc. s-au constatat o serie de consecințe negative asupra vegetației, asupra animalelor și mai ales asupra populației urbane. Printre efectele negative ale atmosferei poluate asupra organismului se pot aminti astmul, bronșita cronică, emfizemul pulmonar, diferite alergii, cancerul pulmonar. Printre poluanții aerului se găsesc și substanțe mutagene, cum ar fi unele hidrocarburi policiclice, derivați organici ai azotului, benzipirenul etc.

12.7.2. Poluarea apei

Din cei aproximativ 1,4 miliarde Km^3 de apă ai pământului circa 97,3% reprezintă apa oceanelor şi a mărilor,. Omul beneficiază numai de apa care se scurge la suprafaţa continentelor, adică circa 0,002% din total, ceea ce reprezintă aproximativ 30 000 Km^3. Datorită marilor cantităţi de ape uzate evacuate în râuri, numeroase râuri şi lacuri sunt complet poluate

Principalii poluanţi ai apelor. Aceşti poluanţi se împart în trei grupe:

Agenţii biologici, care poluează apele sunt alcătuiţi din diferite tipuri de microorganisme patogene şi materii organice supuse fermentaţiei, care duc la o puternică contaminare bacteriologică a apei. Pe lângă apele uzate urbane, la poluarea biologică a apelor pot contribui şi industriile alimentare, industria hârtiei etc. Se consideră că o fabrică de hârtie, de dimensiuni mijlocii, poluează apele ca şi un oraş de 500000 locuitori. La fel de periculoase sunt apele uzate provenite de la marile complexe de creştere a animalelor.

Agenţii chimici, care poluează apele curgătoare provin de la industrii chimice de îngrăşăminte, care deversează ape uzate cu nitraţi, fosfaţi, etc.

Cantitatea de azot nitric admisă în apa potabilă este de 10 p.p.m. Excesul de îngrăşăminte cu azot în sol poate face ca o parte din nitraţi şi nitriţi să ajungă în apa freatică în concentraţie rea mare. Poluarea apelor cu fosfaţi este în mare măsură legată şi de detergenţii menajeri, care provin din apele urbane.

O importantă sursă de poluare a apelor constituie hidrocarburile (produse petroliere). Benzina, de exemplu, se infiltrează în sol cu o viteză de 7 ori mai mare decât apa şi face ca rezervele de apă subterană să devină improprii pentru băut.

Prezintă pericol de poluare a apei şi diferitele deşeuri industriale care conţin plumb, cupru, zinc, nichel, cadmiu, mercur etc.

Substanţele organice de sinteză, cum sunt pesticidele şi detergenţii, prezintă pericole mari de poluare a apei. Puternice contaminări ale apelor curgătoare apar din cauza reziduurilor rămase de la fabricarea erbicidului 2,4-D după împrăştierea din avion a prafului DDT pentru combaterea insectelor din câmpuri şi păduri sau de la diferite insecticide organo-clorurate.

Agenţii fizici care pot produce poluarea apei provin din deversarea în cursurile de apă a unor materii minerale insolubile, cum sunt reziduurile de la exploatările miniere. Tot în grupa agenţilor fizici se încadrează şi poluarea termică a apelor de către uzinele electrice aşezate în apropierea surselor de apă, cu scopul asigurării răcirii. De asemenea, poluarea radioactivă poate să apară în urma unor căderi de pulberi radioactive din aer.

Efectele poluării apei. Un efect deosebit de grav al poluării apelor este ,,eutrofizarea lacurilor" , fenomen denumit şi ,,moarea lacurilor" , care apar ca urmare a sporirii fertilităţii acestora prin aport de fosfaţi şi nitraţi. Prin proliferarea fitoplanctonului şi a plantelor subacvatice, treptat lacul se comaltează, se îngustează şi dispare.

Poluarea chimică a apelor freatice afectează vegetaţia terestră prin excesul de erbicide, insecticide şi detergenţi. Problemele grave ridică poluarea apelor cu metale grele, mai ales mercur.

Nocivitatea apelor poluate se răsfrânge negativ, direct sau indirect asupra tuturor organismelor vii (plante, animale, om). De aceea este necesar să fie bine cunoscute efectele negative ale poluării apei, spre a se lua măsuri de prevenire şi de combatere.

12.7.3. Poluarea solului

Solul este unul dintre componentele deosebit de importante ale biosferei, capabil să întreţină viaţa plantelor terestre. Datorită fertilităţi sale, solul constituie principalul mijloc de producţie în agricultură.

Poluarea solului înseamnă orice acţiune care provoacă dereglări în funcţia normală a solului ca mediu de viaţă pentru plante. Poluarea solului poate să fie fizică, chimică sau biologică, precum şi radioactivă.

Modalităţi de poluare a solului. Sunt foarte diverse, incluzând apa de irigaţie, reziduurile, îngrăşămintele chimice, pesticidele etc.

Apa de irigaţie. Datorită calităţii necorespunzătoare a apei de irigaţie, mari suprafeţe de terenuri agricole pot fi afectate de salinizare secundară sau înmlăştinire.

Reziduuri. Importante efecte de poluare a solului pot avea reziduurile menajere, din industria alimentară, comerţ şi agricultură, apele uzate din industrie, deşeurile industriale de fabricaţie, dejecţiile animalelor.

Îngrăşămintele chimice. Produc cel mai intens proces de poluare a solului. Folosirea îngrăşămintelor chimice cu azot pe scară tot mai largă în agricultură a determinat creşterea considerabilă a conţinutului de nitraţi în sol, în unele produse agroalimentare, mai ales în ţelină, sfeclă, ridichi, mărar, pătrunjel, spanac, morcov, salată etc. în apele subterane, apele de suprafaţă.

Apele potabile care au un conţinut mai mare de 30mg nitraţi la litru sunt improprii şi trebuie evitate.

Organizaţia Mondială a Sănătăţii admite 50mg/l, iar în Franţa se admit 70mg/l.

Superfosfaţii conţin o serie de impurităţi (metaloizi şi metale) toxice, care constituie surse de poluare pentru sol. O parte din superfosfaţi nu se dizolvă în apă şi, de aceea, an de an se acumulează în sol pe care-l poluează.

Pesticidele. Fără îndoială folosirea pesticidelor în agricultură prezintă o serie de avantaje pentru sporirea producţiei şi reducerea cheltuielilor de întreţinere. Dar, alături de avantaje, prezintă şi unele dezavantaje. Fiind toxice pentru diferite forme de viaţă (paraziţi vegetali, insecte, buruieni), pesticidele prezintă un oarecare risc de nocivitate şi pentru om, animale domestice, vânat, insecte şi păsări utile etc.

Utilizarea pesticidelor în agricultură a făcut ca apa, solul şi aerul atmosferic să conţină cantităţi variabile de pesticide. Terenurile agricole tratate cu insecticide, în urma ploilor se îmbibă cu aceste substanţe.

Cele mai mari cantităţi de reziduuri de pesticide organoclorurate se fixează în carne şi peşte (45% din total), lapte şi derivatele lor (aprox. 8%). Prin intermediul produselor alimentare vegetale şi animale (în proporţie de 90%), pesticidele pătrund în organismul uman, unde, datorită liposolubilităţii lor, se acumulează.

Din cauza pericolelor pe care le prezintă, tendinţa generală este de a reduce utilizarea pesticidelor organoclorate şi înlocuirea lor cu pesticide biodegradabile.

Microorganismele patogene constituie o altă sursă de poluare a solului şi prezintă pericol de îmbolnăvire pentru plante, animale şi om.

Materiale radioactive căzute din atmosferă pe diferite păşuni sau plante cultivate pot, de asemenea, contamina solul.

Problemele ridicate de protecţia mediului înconjurător impun respectarea legislaţiei existente şi scot în evidenţă necesitatea abordări lor concomitente de către

toate statele, printr-o cooperare internaţională, care poate juca rol important în protecţia şi gospodărirea raţională a covorului vegetal, cu flora cultivată şi spontană de pe Terra.

BIBLIOGRAFIE SELECTIVĂ

4. ACATRINEI GH., 1991 – Reglarea proceselor ecofiziologice la plante, Ed. Junimea, Iaşi
5. ACATRINEI GH., 1975 – Biologia celulei vegetale, Ed. Ştiinţifică şi Enciclopedică, Bucureşti
6. ACATRINEI LIGIA, ACATRINEI GH., 2001 – Fiziologia ţesuturilor vegetale

7. ATANASIU L., 1984 - Ecofiziologie vegetală, Ed. Ştiinţifică şi Enciclopedică, Bucuresti
8. BINET P., BRUNEL J.P., Physiologie végétale, T. I-III, Paris, Edition Doin, 1967-1968
9. BOLDOR O., TRIFU M., RAIANU O., 1981 – Fiziologia plantelor, Ed. Didactică şi Pedagogică, Bucureşti
10. BOLDOR O., TRIFU M., RAIANU O., 1981 – Fiziologia plantelor – lucrări practice, Ed. Didactică şi Pedagogică
11. BURZO I. *et al.*, 1999 - Fiziologia plantelor de cultura, Vol. 1-4, Ed. Ştiinţa, Chişinău.
12. CANNY M.J., 1998 – Transporting water in plants, Am. Sci., 86
13. CHIFU T., MURARIU ALEXANDRINA, MUSTAŢĂ GH., 1998 – Fotosinteza şi productivitatea ecosistemelor, Ed. Univ. „Al. I. Cuza", Iaşi
14. CUPCEA E. *et al.*, 1965 - Lucrări practice de fiziologia plantelor, Ed. Did. şi Pedagogică, Bucureşti
15. DEMMING-ADAMS B., ADAMS W.W., 1992 – Photoprotection and other responses of plants to highlight stress
16. FITTER A., HAY R., 2002 – Environmental Physyology of Plants, Third Edition, Academic Press
17. GHIORGHIŢĂ G., 1999 - Bazele geneticii, Ed. Alma Mater, Bacău
18. MACHLIS L. *et. al.*, Plants in action. A laboratory manual of Plant psyliology. San Francisco, W. H. Freeman and Company, 1956
19. MC. INTYRE G.I., 1987 – The role of water in the regulation of plant development, Can. J. Bot., 65: 1287-1298
20. MILICĂ C. *et al.*, 1982 – Fiziologia plantelor, Ed. Didactică şi Pedagogică, Bucureşti
21. MILICĂ C. *et al.*, 1983 – Substanţe bioactive în horticultură, Ed. Ceres, Bucureşti
22. MURARIU ALEXANDRINA, 2002 – Fiziologie vegetală, vol. I, Ed. Junimea, Iaşi
23. PARASCAN D., 1967 – Fiziologia plantelor, Ed. Didactică şi pedagogică, Bucureşti
24. PARASCAN D., DANCIU M., 1982 – Botanica şi fiziologia plantelor – lucrări practice, Braşov, Universitatea din Braşov
25. PETERFI ŞT., SĂLĂGEANU N., 1972 – Fiziologia plantelor, Ed. Didactică şi Pedagogică, Bucureşti
26. RAIANU O., 1979 şi 1982, Fiziologia plantelor, vol. I şi II, Ed. Univ. „Al. I. Cuza", Iaşi
27. SĂLĂGEANU N., ATANASIU L., 1981 – Fotosinteza, ed. Acad. R.S.R., Bucureşti
28. ŞERBĂNESCU –JITARIU GABRIELA, TOMA C., 1980, Morfologia şi anatomia plantelor, Ed. Didactică şi Pedagogică, 12-28, 247-297

29. ŞTIBAN M., 1985 – Bazele biochimice şi biofizice în stimularea fotosintezei, Ed. Acad. R.S.R., Bucureşti
30. TOMA C., NIŢĂ MIHAELA, 1997 – Celula vegetală, Ed. Univ. „Al. I. Cuza", Iaşi
31. TOMA LIANA DOINA, 1998 – Fiziologie vegetală, Ed. „Ion Ionescu de la Brad", Iaşi
32. TRIFU M., 1976 – Nutriţia minerală a plantelor, Cluj-Napoca, Universitatea „Babeş-Bolyai"
33. TRIFU M., BARBAT I., 1997 - Fiziologia plantelor: capitole alese, Ed. Viitorul Românesc, Bucureşti.
34. VOICA C., 1982 – Fiziologie vegetală, vol. I, Ed. Universităţii, Bucureşti
35. ZAMFIRACHE MARIA-MAGDALENA, 2000 – Simbioza în lumea vie, Ed. Ed. Univ. „Al. I. Cuza", Iaşi
36. ZAMFIRACHE MARIA-MAGDALENA, 2001 – Fiziologia plantelor (note de curs), Ed. Ed. Univ. „Al. I. Cuza", Iaşi
37. ZEIGER E., FARQUAHAR C., COWAN I., 1987 – Stomatal function, Stanford University Press, Stanford C.A.
38. ZIEGLER I., 1972 – The effect of SO_2 on the activity of ribulose 1,5-diphosphate carboxylate in isolated spinach choloplasts, Planta 103

***http://facultate.regielive.ro/cursuri/agronomie/fiziologia_plantelor-27826.html

***http://www.referate-lucrari.com/referat_BOTANICA-SI-FIZIOLOGIA-PLANTELOR-123.html

***http://www.cnaa.acad.md/nomenclature/biology/030012/exam/

***http://www.e-referate.ro/referate/Fotosinteza2005-03-18.html

***www.didactice.ro

***www.carnivorousplants.org